Pz 260

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre

TOME XI
FASCICULE 2

D. HEYLER et J. LESSERTISSEUR

PISTES DE TÉTRAPODES PERMIENS DANS LA RÉGION DE LODÈVE (HÉRAULT)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V°)

1963

Source MNHN, Paris

Source : MI IHN, Paris

12 280

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la Terre. Tome XI. Fascicule 2. — 1963

PISTES DE TÉTRAPODES PERMIENS DANS LA RÉGION DE LODÈVE (HÉRAULT)

par

D. HEYLER et J. LESSERTISSEUR

AVANT-PROPOS

Il nous est agréable, au seuil de ce mémoire, de remercier tous ceux sans le concours desquels il n'aurait pu être mené à son achèvement :

— M. F. Ellenberger, Professeur à la Sorbonne, nous a signalé plusieurs gisements de traces de la région de Lodève et nous a confié spontanément les documents — pièces, moulages, croquis et photographies — qu'il avait assemblés ;

— MM. G. P. Kruseman, de l'Université d'Utrecht, et G. B. Arnal, de Lodève, nous ont également fourni un intéressant matériel ;

— M. et Mme Y. Coppens et Mme J. Heyler ont participé au dégagement sur place et à la collecte des échantillons ;

— M. J. P. Lehman, Professeur au Muséum, a assuré les conditions de notre travail en nous aidant à obtenir des missions du C.N.R.S., en mettant à notre disposition toutes les ressources de son laboratoire, enfin en proposant notre manuscrit à l'assemblée des professeurs du Muséum ;

— des collaborateurs patients ont prêté leur temps et leur talent à l'illustration du texte : Mlles J. Crapart et S. Vrain, ainsi que M. M. Gaillard, pour les dessins ; M. J. Potiquet, pour bon nombre de photographies ;

— M. E. Séguy, Professeur au Muséum, a accepté avec désintéressement et assumé avec un constant souci du détail la tâche ingrate de la publication.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

I. — Historique

La science des traces fossiles ou Ichnologie s'est établie au XIX^e siécle. En Angleterre Duncan (1828), Buckland (1828), Beckles (1854), Tylor (1862) ; en Allemagne Sickler (1834) et Kaup (1835) ; en Amérique Hitchcock (1836 à 1858), étudièrent les premières traces connues de Vertébrés ; un peu plus tard Dawson (1862 à 1890) et Nathorst (1873 à 1886) celles d'Invertébrés. Le terme « traces physiologiques », souvent utilisé, remonte à d'Orbigny (1849). D'innombrables études ont été consacrées depuis à ce sujet en tous pays. Citons, dans le seul domaine de l'ichnologie des Vertébrés, les travaux de Dollo, Nopcsa, Soergel, Schmidt, Abel pour l'Europe occidentale ; de Matthew, Moodie, Lull, Colbert, Baird pour l'Amérique ; de Gabounia, Vialov et Flerov pour l'U.R.S.S... En France, après une assez longue éclipse, A.-F. de Lapparent, F. et P. Ellenberger ont, par de nouvelles découvertes, suscité pour l'étude des traces de Vertébrés un renouveau d'intérêt.

Cependant, parallèlement à la reconstitution anatomique des animaux disparus, progressaient nos idées sur les conditions de la locomotion des Tétrapodes (Gregory, Romer, Gray, Barclay, Schaeffer) ; la science de la fossilisation était créée (Deecke, Quenstedt, Efremov, Müller). Ainsi, peu à peu, un faisceau de connaissances s'est constitué, grâce auquel on peut aujourd'hui attribuer une plus complète signification scientifique aux traces fossiles (dites encore *ichnites* ou *ichnolithes*), naguère considérées, malgré leur caractère assez spectaculaire et leur relative abondance, comme d'un maigre profit pour la paléontologie.

Qu'il nous soit permis d'aborder l'étude des traces de Lodève en tenant compte des leçons des travaux antérieurs. Si nous n'avons pas suivi dans sa rigueur l'ordre empirique des découvertes et la lente progression d'une logique purement inductive, c'est pour tenter de gagner en clarté et en concision dans un sujet fort complexe (1).

Le seul cas qui nous retiendra ici est celui des pistes. Rappelons que les pistes sont rangées par la classification des traces fossiles de Krejci Graf (1932) dans la catégorie des « traces de locomotion » et par celle de Seilacher (1953) dans celle des « *Repichnia* ».

Les pistes fossiles de la région de Lodève (Hérault) sont connues depuis longtemps, du moins dans le Trias *(Chirotherium)* (2). Celles du Permien

---

(1) L'un de nous a d'ailleurs consacré une mise au point aux problèmes de la signification des traces fossiles (Lessertisseur, 1955) : on y trouvera un complément théorique et une justification de la méthode suivie.

(2) Voir les deux grandes plaques de la galerie de Paléontologie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris et les nombreux spécimens des collections locales. Toutefois, aucune

Source : MNHN, Paris

n'ont donné lieu jusqu'ici qu'à quelques notes préliminaires : A. Delage (1912), F. et P. Ellenberger (1959), Heyler et Doubenger (1959), Heyler et Lessertisseur (1962). M. Bessière vient de découvrir aussi des traces dinosauroïdes dans le Jurassique (v. Thaler 1962) : ainsi cette région s'affirme, tout au long d'une série qui va de l'Autunien au Jurassique inclus, comme exceptionnellement riche en fossiles de traces, ce qui pose l'intéressant problème des conditions de fossilisation.

2. — Localisation géographique et géologique

Comme l'indique la carte (fig. 1) nos gisements sont surtout localisés au sud de Lodève, où s'étend le bassin permien. Ils ont été indiqués par un G suivi d'un numéro. La région ainsi prospectée couvre environ 15 sur 15 km. Un gisement près de Lunas (10 km environ à l'ouest-sud-ouest de Lodève), sur la route de Lunas à Bédarieux, est situé hors des limites de la figure.

De grandes surfaces désertiques ou semi-désertiques sont constituées par l'affleurement de dalles de schiste gréseux rouge légèrement violacé. Cette couleur donne à la région un aspect très particulier, souvent décrit par les anciens géologues qui y ont travaillé. La rareté de la végétation, du type garrigue, souvent même réduite à quelques plantes grasses ou à des arbustes, surtout sur les pentes, ajoute à la beauté sauvage du pays et facilite le travail du géologue. Les gisements de traces abondent ici, et nous ne prétendons pas les avoir tous prospectés.

Au point de vue géologique, ces schistes (plutôt des grès à schistosité grossière et irrégulière) sont reconnus saxoniens par tous les géologues. Ils ont une grande épaisseur et une extension géographique assez considérable, comme le montre la carte géologique (c'est le *r'* de cette carte). A leur base, une couche de schistes noirâtres, se délitant généralement en dalles plus fines et plus régulières, représente l'Autunien. Le passage d'une série à l'autre est relativement brutal. Cet Autunien est beaucoup moins épais (30 m au sondage du Bosc) et présente naturellement une extension géographique bien moindre. Ce changement d'aspect et de couleur suppose un changement de nature des dépôts, ou un changement climatique, ou les deux à la fois (1).

Les schistes autuniens ont été exploités au siècle dernier et au début de notre siècle, près de Lodève, dans des carrières appelées « tuilières » ou « ardoisières ». Ils ont fourni de nombreux végétaux et quelques Vertébrés,

---

étude d'ensemble n'a été faite encore, à notre connaissance, des *Chirotherium* de la région de Lodève depuis qu'elles ont été signalées par De Rouville (1894).

Des traces de *Chirotherium* sont connues aussi dans le Trias de nombreuses autres régions de France, notamment : Mâconnais (Abrard) et Mont-d'Or lyonnais (Courel) ; Vosges (J. Perriaux), (renseignements et travail en cours de L. Courel, à paraître dans les *C. R. de la Soc. des Sc. nat. de Dijon*, 1962) ; région d'Autun (P. Caillaux ; J. Lorenz, G.-G. et P. Demathieu) ; Bassin de Saint-Affrique (Salvayre).

(1) Par commodité, nous avons conservé l'ancienne acception du terme « Permien » groupant Autunien et Saxonien. Certains auteurs placent aujourd'hui la limite permo-carbonifère à la fin de l'Autunien.

Source : MNHN, Paris

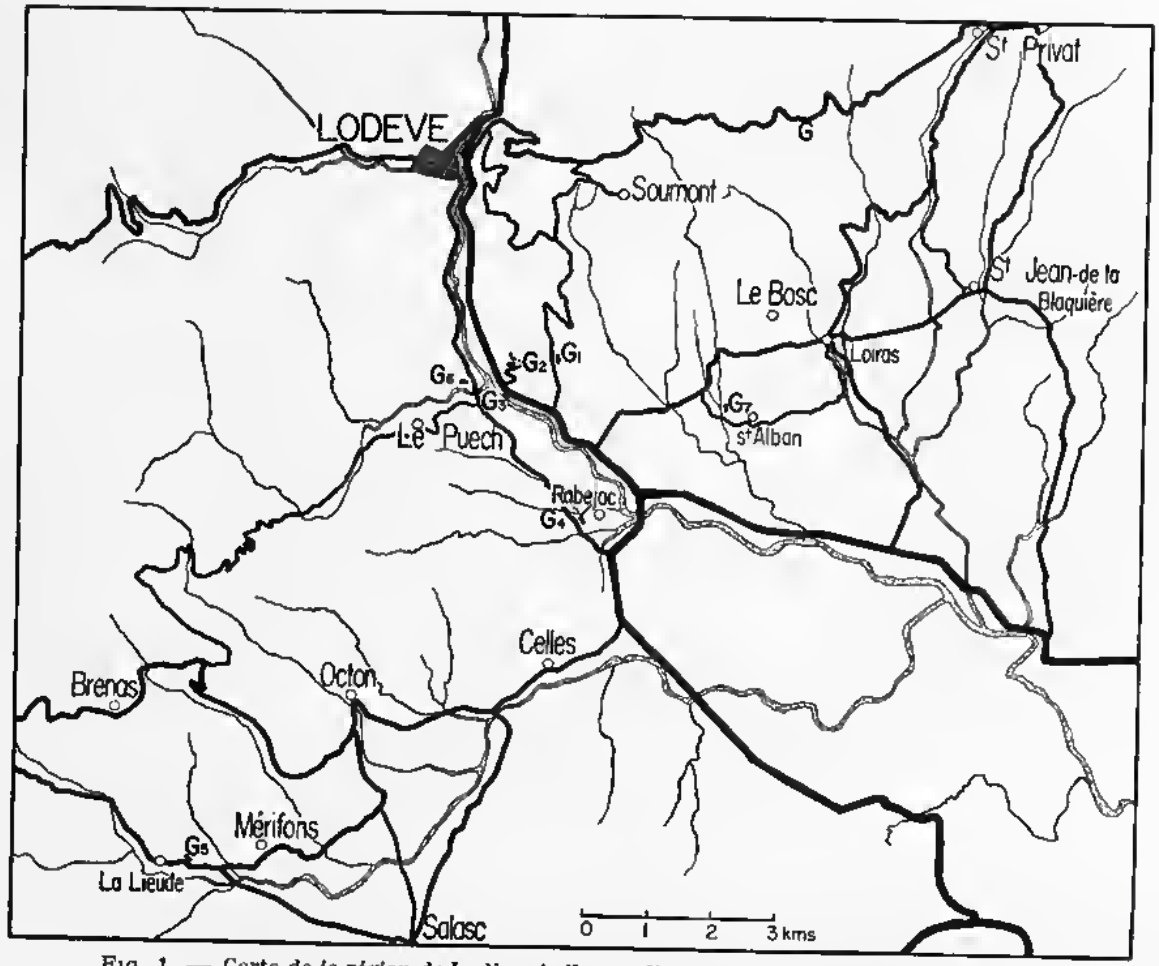


FIG. 1. — Carte de la région de Lodève, indiquant l'emplacement des gisements reconnus. Echelle : 1/125.000. (Le gisement de Lunas est hors des limites de cette carte.)

Source : MNHN, Paris

notamment des Acanthodiens, des Actinoptérygiens et un petit Reptile : *Aphelosaurus*.

Le Saxonien a été longtemps considéré comme azoïque. On a voulu y voir un faciès désertique. En fait, il contient aussi des végétaux, quoique moins abondants que dans l'Autunien. De nombreuses surfaces fossiles portent des ripple-marks, des craquelures de dessication, des traces de gouttes de pluie, des pistes d'Invertébrés et de Vertébrés de tailles variées. Tout ceci indique la présence au moins temporaire de l'eau. Ajoutons que la rareté des fossiles végétaux n'implique pas nécessairement celle de la végétation saxonienne : les conditions de conservation ont été mauvaises, car même les rares fougères trouvées (Alethoptéridées) sont en très mauvais état et plutôt sous forme d'empreintes que véritablement conservées. De même, malgré l'abondance des traces de petits Tétrapodes, nous n'avons trouvé d'os que dans une mince couche très silicifiée du gisement G 2, de quelques centimètres d'épaisseur, bourrée de minuscules fragments osseux. D'innombrables petites traces linéaires, impossibles à identifier avec précision, peuvent aussi être interprétées tantôt comme traces d'activité animale, tantôt comme empreintes végétales.

La présente étude se limitera aux traces de Tétrapodes. Nous avons voulu néanmoins figurer quelques exemples de traces de phénomènes physiques et d'Invertébrés : tous les phénomènes de cet ordre, habituels sur les plages de sable fin ou sur les bords de mares ou d'étangs, ont été observés sur les surfaces fossiles de cette région (pl. XI 3, 5, 7 et pl. XII).

3. — Recherches et méthodes d'étude

Trois séries de fouilles ont été effectuées : en avril 1959 par D. Heyler, en septembre 1960 par F. et Y. Coppens, J. et D. Heyler et J. Lessertisseur, et en août 1961 par J. et D. Heyler. Il s'agissait de recueillir des dalles originales portant des pistes particulièrement belles, travail délicat, car le schiste gréseux, très dur et cassant, se délite mal et irrégulièrement. Il a été souvent nécessaire de dégager la suite d'une piste qui apparaissait naturellement ; il fallait alors « décaper » en faisant sauter la couche recouvrante. Nous avons généralement relevé des moulages avant de recueillir ces dalles ; nous avons même dû parfois nous contenter de moulages.

Ceux-ci ont été faits soit en plâtre, soit en stratyl. Cette matière plastique polymérisée est plus dure et plus légère que le plâtre, donc plus aisée à transporter ; mais le démoulage est parfois délicat, même en employant des agents appropriés, huiles ou silicones. D'autre part, des photographies ont été prises, autant que possible, en éclairage rasant, le matin ou le soir. Enfin, nous avons relevé sur place nombre de croquis et de mesures.

Le matériel, rapporté au Laboratoire de Paléontologie du Muséum, a été étudié de la manière suivante : après avoir remonté chaque plaque (toujours fragmentée, plus ou moins proportionnellement à la taille) sur un lit de sable, nous détourions à la gouache les traces visibles, en nous aidant d'un éclairage artificiel rasant, de direction variable. Les pistes possibles

Source : MNHN, Paris

étaient alors repérées, c'est-à-dire les traces de pattes semblablement dirigées, et se présentant en files, à intervalles à peu près égaux. Chaque piste présumée était dessinée, ses divers éléments mesurés et n'étaient retenues finalement que celles dont une régularité suffisante confirmait qu'il s'agissait bien d'une piste. La dalle était alors photographiée, d'abord avec les traces détourées, puis sans détourage et en éclairage rasant. Nous avons procédé de même avec les moulages qui, lorsqu'ils doublaient l'original, servaient ainsi à confirmer notre travail.

Une technique particulière à l'étude des « sous-traces » *(v. infra)* sera exposée à propos de la description de la piste *Opisthopus ellenbergeri* (groupe IV).

4. — Vocabulaire et remarques théoriques préliminaires

Avant d'entreprendre la description et l'interprétation des pistes ainsi étudiées, il est bon de préciser le sens des termes que nous emploierons, et de placer sommairement cette étude dans son contexte théorique.

Nous avons donné à nos pistes, lorsqu'elles nous ont paru le justifier, des noms de « genres » et d' « espèces » (pseudo-genre, pseudo-espèce ; *ichnogenus*, *ichnospecies*, Seilacher), suivant la nomenclature linnéenne binominale. Quels que soient ses inconvénients, ce système, d'ailleurs traditionnel, paraît préférable aux dénominations par chiffres ou termes communs proposés par certains auteurs (1). **Précisons que le binôme ainsi introduit ne prétend nullement désigner l'auteur de la trace, mais la trace elle-même** : des auteurs zoologiquement différents peuvent donc avoir laissé un même type de trace, ou un même auteur, suivant la nature de son activité, des traces différentes.

Conformément aux suggestions de Packard (1900), généralement suivies, nous employons en principe le terme « piste » (anglais : *trail*) pour l'ensemble de la trace (au sens large), et l'un ou l'autre des termes « trace » (anglais : *track*) (au sens restreint) ou « empreinte » pour chacun des éléments qui la constituent. Ces traces, dont l'ensemble forme la piste, sont fondamentalement des pas (empreintes des pattes prises unitairement), mais il peut s'y ajouter des traces d'autres parties du corps, principalement du ventre et de la queue. Ces dernières, occasionnelles, ne peuvent servir comme bases de classification.

L'orientation d'une piste isolée n'offre guère de difficultés, l'avant et l'arrière des traces des pattes étant généralement reconnaissables même dans de mauvaises conditions. L'axe du mouvement se définit de lui-même. Mais des difficultés considérables peuvent naître, soit de pistes incomplètes ou de traces isolées (reconnaissance des éléments antérieurs ou postérieurs, droits ou gauches), soit de l'intrication de plusieurs pistes de même type ou de types voisins. Ceci a lieu très souvent, la surface du sédiment ayant été pié-

(1) Nous avons cependant numéroté et non nommé certaines pistes ou traces lorsque leur qualité ou leur intérêt nous paraissaient insuffisants.

Source : MNHN, Paris

tinée simultanément ou successivement par de nombreux animaux, d'allure et de taille comparables. Dans ces conditions, il nous est arrivé de devoir abandonner l'interprétation, ou de ne pouvoir proposer qu'une reconstitution incertaine. Une autre cause fréquente d'incertitude provient de l'inégale consistance du sédiment qui n'a conservé les traces qu'en certaines régions, ou de manière différente suivant les régions.

Dans l'analyse qui suit, nous supposons ces difficultés surmontables.

a) *Les éléments de la piste.*

Les éléments de la piste sont d'abord et surtout les pas ou traces de pattes. Pratiquement, dans l'étage qui nous intéresse, nous n'avons eu affaire qu'à des pistes de quadrupèdes. Chaque trace de patte (main ou pied) présente en principe des doigts (ou orteils) et une paume (ou plante), tel ou tel élément pouvant manquer, suivant la démarche de l'animal ou la consistance du sédiment.

Des mesures de longueur ou de largeur peuvent être prises, lorsque les conditions matérielles le permettent, pour chacun de ces éléments. En outre, on a souvent mesuré l'angulation des doigts : angulation (ou divergence) totale entre les doigts extrêmes, angulations successives entre doigts adjacents. De telles mesures sont évidemment fort imprécises.

On a estimé visuellement, intuitivement, le « centre » de la patte, qu'on ne pourrait guère définir rigoureusement que par des considérations géométriques et fonctionnelles compliquées.

L'axe de la patte se définit par rapport à celui des doigts médians (II, III, IV) qui est le plus long. Si deux consécutifs de ces doigts sont très sensiblement égaux, l'axe est présumé passer entre eux. On se servira pour désigner ces divers types des termes classiques redéfinis par Vialleton (1924) : mésaxonie (axe passant par le doigt médian), ectaxonie (axe déplacé sur un doigt externe), entaxonie (axe déplacé sur un doigt interne), paraxonie (axe passant entre deux doigts).

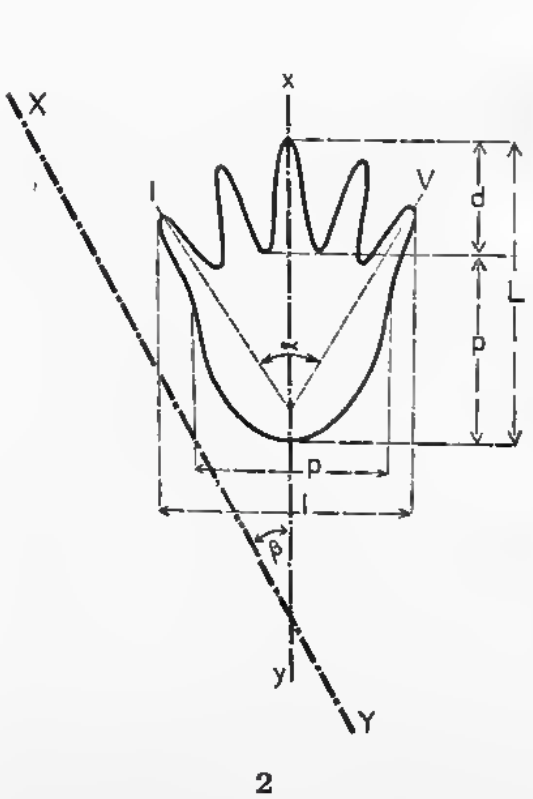
L'axe d'une patte, ainsi défini, fait avec l'axe de la piste un angle positif ou négatif, suivant que l'avant de la patte est tourné vers l'extérieur ou l'intérieur. L'enfoncement différentiel de la trace dans le sens de la longueur peut désigner des formes digitigrades, semi-plantigrades ou plantigrades (on pourra dire semi-palmigrades ou palmigrades pour les pattes antérieures). En direction transversale, il indique en principe une prédominance fonctionnelle de la région interne (endoclinie) ou de la région externe (exoclinie) de l'autopode.

La distinction des pattes droites et gauches va de soi, étant connue la direction de la piste et compte tenu du caractère négatif (empreinte) ou positif (moulage naturel ou artificiel) du spécimen (1). Celle des pattes antérieures et postérieures offre exceptionnellement quelque difficulté. Ce point sera abordé avec l'étude de la notion de « couple ».

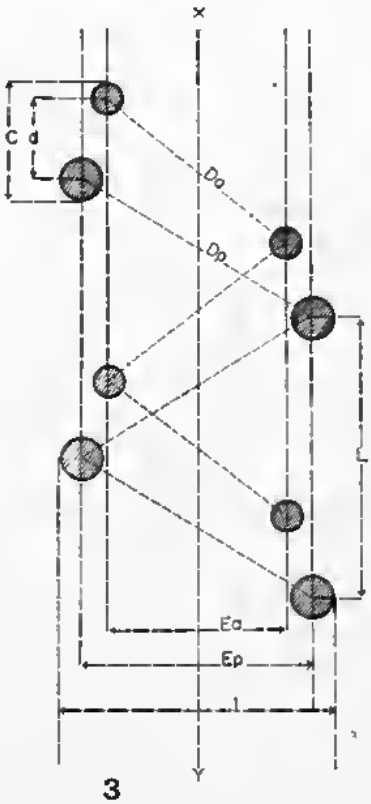
(1) Il y a, bien entendu, quelque incertitude dans le cas d'une trace isolée ou d'un « couple ».

Source : MNHN, Paris

Comme autres éléments d'une piste, figurent éventuellement la trace de traînée de la queue et celle du ventre. La trace de la queue est fréquente, en général sensiblement axiale en mouvement rectiligne. Elle peut être étroite ou large, continue ou discontinue, droite ou sinusoïdale. Dans ce dernier cas, les points d'amplitude maximale sont situés au plus près des traces des pattes postérieures (ou des couples), les points nodaux, entre deux couples successifs, droit ou gauche.



2



3

Fig. 2. — Schéma théorique d'une trace de patte.
XY : direction du mouvement ; xy : axe de la patte ; d : longueur du doigt médian ; L : longueur de la patte ; l : largeur de la patte ; P : longueur de la plante (ou de la paume) ; p : largeur de la plante (ou de la paume) ; 1 à V : numéros des doigts de l'interne à l'externe ; α : anguiation (ou divergence) totale des doigts ; β : angle de l'axe de la patte avec l'axe du mouvement.

Fig. 3. — Schéma théorique d'une piste de Tétrapode.
XY : axe de la piste ; C : longueur totale du couple ; *d* : distance entre les deux pattes du couple ; D*α* : envergure antérieure ; D*p* : envergure postérieure ; E*α* : écartement (d'axe à axe) des pattes antérieures ; E*p* : écartement (d'axe à axe) des pattes postérieures ; L : longueur de l'enjambée ; *l* : largeur totale de la piste.

La trace de traînée du ventre est plus rarement indiquée, mais non pas exceptionnelle. Il n'y a guère de risque de la confondre avec celle de la queue,

Source : MNHN, Paris

car elle est plus large et plus obtuse. Nous n'avons jamais observé la superposition de ces deux traces sur une même piste.

b) *La piste elle-même.*

Tous les Tétrapodes primitifs, à démarche semi-rampante (au sens de VIALLETON) — ainsi d'ailleurs que le plus grand nombre des marcheurs ou coureurs quadrupèdes plus évolués, Reptiles et Mammifères — se meuvent suivant le type de démarche alterne ou diagonale (au sens de GRAY) ; l'ordre des mouvements est, par exemple : antérieur droit, postérieur gauche, antérieur gauche, postérieur droit. Sur chaque demi-piste, droite ou gauche, selon la longueur respective des membres et leur allonge, le pied se trouve ainsi posé plus ou moins loin en arrière de l'empreinte précédente de la main, et peut même s'y superposer partiellement. L'ensemble de deux empreintes ipsilatérales voisines, main et pied, forme ce que nous appellerons un **"couple"** (1), qui peut donc être plus ou moins « serré ». A la limite, si, considérant toujours une demi-piste, l'empreinte de la main est équidistante des deux empreintes les plus proches du pied, en avant et en arrière d'elle, on ne peut plus guère parler de couple ; ce cas est d'ailleurs, sinon purement théorique, au moins très exceptionnel. La distinction des traces antérieures et postérieures est alors délicate.

Les expressions « longueur totale du couple », « axe du couple » (et son angle avec l'axe de la piste), et « distance entre les centres de deux pattes d'un même couple », se comprennent d'elles-mêmes.

La distance entre des points correspondants de deux empreintes successives du même pied (ou de la même main) sera désignée par le terme **" enjambée"**

L'**"envergure"**, antérieure ou postérieure, est la distance entre les centres de deux empreintes contralatérales successives (de main ou de pied), l'une droite, l'autre gauche. (Cette envergure est donc oblique par rapport à l'axe du mouvement.)

Si l'on figure les deux lignes, parallèles à l'axe du mouvement, qui joignent, de part et d'autre de la piste, les points homologues des couples successifs qui sont les plus éloignés de cet axe (généralement l'extrémité des traces des orteils externes), la longueur d'un segment perpendiculaire limité à ces lignes, définit la « largeur totale » de la piste.

La largeur d'axe à axe ou **« écartement »** est prise de même entre deux lignes, parallèles aux précédentes, mais passant par les centres des empreintes et non par leurs points externes. On peut ainsi définir un écartement antérieur et un écartement postérieur. (L'écartement est donc perpendiculaire à l'axe du mouvement.)

Les figures 2 et 3 résument, sur une piste et une patte « types » théoriques les définitions précédentes.

---

(1) Ces couples seront numérotés par nombres pairs pour les couples droits, par nombres impairs pour les couples gauches. Dans chaque couple, l'empreinte de la main est désignée par A, celle du pied par P.

Source : MNHN, Paris

c) *La notion de sous-trace* (voir fig. 4).

Dans ce qui précède, comme dans la plupart des études ichnologiques publiées antérieurement à 1953, les traces fossiles constituant les pistes sont considérées comme des objets à deux dimensions, des déformations de la surface fossile sur laquelle elles sont imprimées. On procède ainsi par un souci de commodité à la fois théorique et pratique. Mais il est évident que toute déformation d'un support plastique se répercute à une certaine profondeur, fonction de la compacité du matériau et de la pression exercée. Ces déformations en profondeur peuvent apparaître soit en coupe transversale, soit, tout naturellement, par délitage ou par séparation de deux couches plus ou moins hétérogènes, la plus profonde étant la plus compacte (celle-ci peut d'ailleurs être seule conservée).

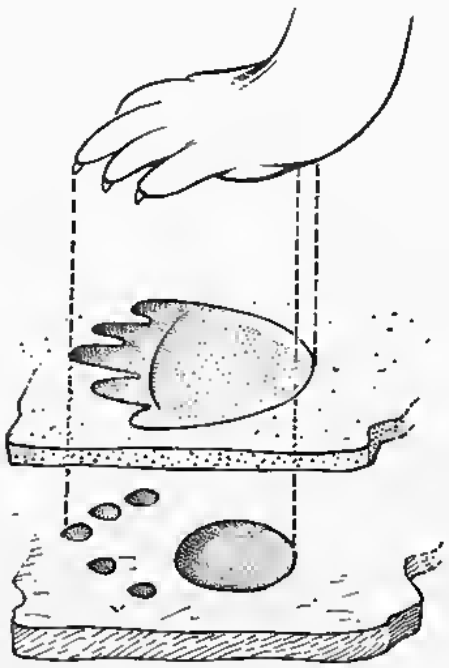


FIG. 4. — Formation d'une trace et d'une sous-trace de patte de Tétrapode. (La patte a été soulevée et les deux couches de sédiment disjointes pour montrer les surfaces porteuses d'empreintes.)

A ce dernier cas correspond précisément la notion de « trace interne » ou « intermédiaire » (Innenspur), proposée par SEILACHER en 1953. Cet auteur est le premier à avoir souligné l'intérêt et la généralité du phénomène. Il insiste sur le fait qu'une telle trace interne peut être tout à fait différente de la trace superficielle, dont elle n'est qu'en partie la répercussion, étant

Source : MNHN, Paris

par ailleurs un produit original de l'action d'éléments corporels extrêmes enfoncés localement dans l'épaisseur du sédiment.

Plus généralement, qu'il s'agisse d'un relief-limite *(Grenz-relief)*, comme dans le cas d'une trace intermédiaire proprement dite, ou d'un relief sur délit *(Spaltrelief)*, nous utiliserons pour les occurrences de ce genre le terme de « sous-trace ». Pratiquement, nous n'avons étudié en détail qu'un exemple *(Opisthopus ellenbergeri)*, qu'on reconnaîtra particulièrement instructif.

d) *Interprétation des pistes.*

Ainsi évalués ou mesurés, les divers éléments d'une piste doivent conduire à une interprétation. Sa portée et sa valeur dépendront à la fois des qualités de l'échantillon, de la nature de la piste, et des hypothèses (anatomiques, écologiques...) requises pour l'étayer. On ne développera ici brièvement que les conditions préalables à une telle interprétation, la discussion des résultats ne pouvant se faire qu'après l'épreuve.

La première difficulté consiste à distinguer dans la morphologie d'une trace la part du sédiment et celle de l'activité animale. Toute trace organogène résulte de l'action d'un auteur vivant et de la réaction du sédiment sur lequel elle s'exerce. Une piste dépend ainsi d'une part de l'identité de l'animal, de son mode de locomotion, de la morphologie de ses extrémités et de son allure ; d'autre part, de la nature, de la consistance et des diverses conditions locales du support meuble sur lequel il a progressé.

Le rôle du sédiment est fort important : le sable, devenu grès, la boue argileuse ou la vase, devenue schiste, peuvent conserver les traces. On a dit qu'il s'agit à Lodève de schistes gréseux rougeâtres ou grisâtres, dont le grain fin est susceptible d'avoir moulé maints détails. La consistance originelle paraît un facteur essentiel. Elle varie en particulier avec la viscosité du sédiment, son humidité (1), son élasticité : une vase trop molle ou trop dure, dans laquelle l'animal enfonce trop ou n'enfonce pas assez, ou qui colle, ou s'écoule, ou résiste, donnent de mauvaises empreintes ou n'en donnent pas du tout. Or la compacité varie énormément sur des distances fort courtes : des éléments de piste homologues ou voisins peuvent apparaître de forme et de qualité dissemblables ; ainsi s'expliquent les manques, les changements d'apparence, les inégalités d'impression si souvent observés alors même qu'on est certain par ailleurs qu'il s'agit bien d'une seule piste. Dans ce cas, on étudiera évidemment de préférence les meilleures empreintes, afin de tenter de dégager un type.

La démarche ou l'allure de l'animal n'interviennent pas moins dans la configuration de la piste : rectiligne ou incurvée, raide ou onduleuse, lourde ou légère, lente ou rapide, plus proche de la nage, de la marche ou de la course, autant d'apparences diverses en résultent. Les facteurs zoologiques ou écologiques, quoique ces derniers soient liés dans une certaine mesure aux facteurs mésologiques précédents, varient cependant beaucoup moins pour

(1) Il est amplement prouvé que des traces peuvent être laissées aussi bien en milieu subaquatique qu'en milieu exondé.

Source : MNHN, Paris

une piste donnée. Aussi accordera-t-on plus d'importance pour l'identification aux éléments métriques (longueur de l'enjambée, envergure, par exemple), qui, *a priori*, en découlent presque exclusivement, qu'à ceux (nombre et longueur des traces des doigts, profondeur de l'empreinte...), qui sont plus dépendants des qualités du sédiment. L'analyse des données pourra seule préciser dans quelle mesure les éléments métriques d'une piste varient intrinséquement.

L'analyse complète d'une piste semblerait devoir, dans les meilleures

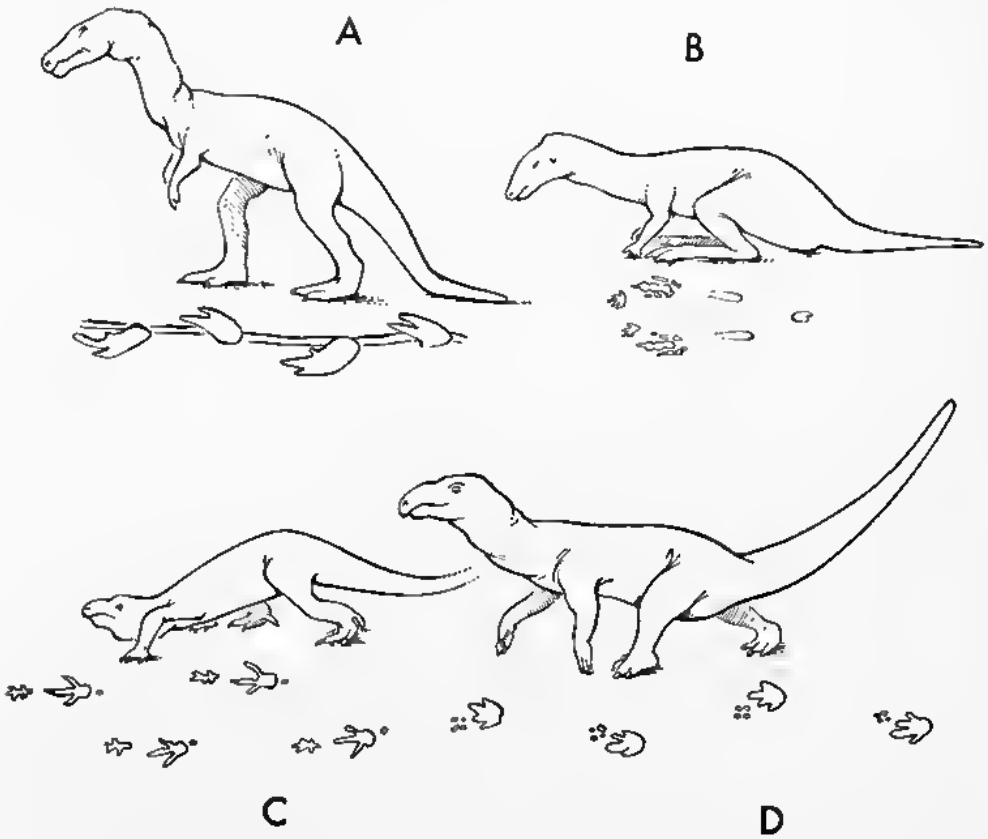


Fig. 5. — **Essais de reconstitution des auteurs de diverses pistes du Trias du Connecticut d'après Lull.**
A : *Selenichnus falcatus* ; B : *Sauropus barratii* ; C : *Ammopus marshi* ; D : *Comptichnus obesus*.

conditions, aboutir à une reconstitution anatomique et éthologique satisfaisante. Dans le cas où l'auteur serait en outre reconnu par comparaison de vestiges osseux, une identification complète pourrait être donnée. On est toujours très loin en pratique d'une telle reconstitution. Seules certaines conclusions peuvent être tirées sans trop de risques. Il nous paraît imprudent,

Source : MNHN, Paris

comme l'ont fait quelques auteurs — soit avec une part de fantaisie (ex. LULL, 1953), soit avec le plus grand sérieux (mais au prix de quel labeur !) (ex. SOERGEL, 1925) — de dessiner la silhouette d'un animal, d'en indiquer la place systématique précise, d'après la seule étude de sa piste (voir fig. 5 et 6). Certains caractères, comme la longueur du tronc (de ceinture à ceinture) le degré d'hétéropodie, le nombre de doigts, sont accessibles aisément avec

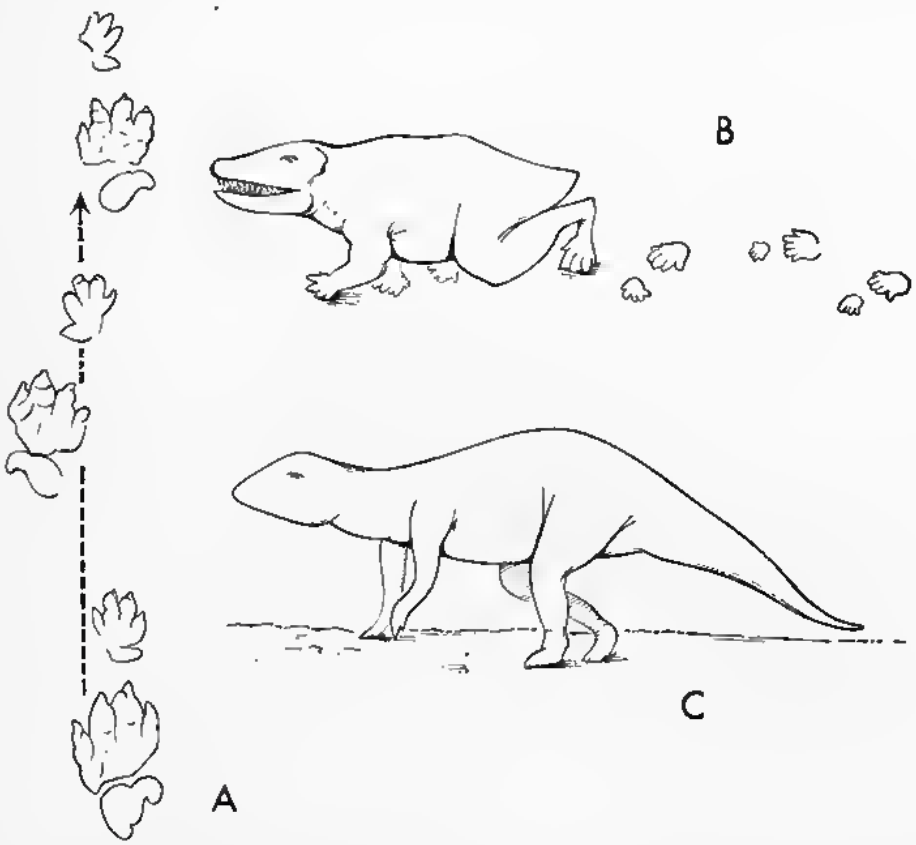


FIG. 6. — Deux essais de reconstitution de l'auteur de la piste *Chirotherium* du Trias d'Europe.
A : aspect général de la piste (d'après ABEL) ; B : reconstitution d'après LYELL (1845) (l'animal est un Stégocéphale) ; C : reconstitution d'après SOERGEL (1925) (l'animal est un Pseudosuchien).

de bonnes empreintes ; parfois même, une piste peut suffire à rapporter l'animal qui l'a laissée à un groupe donné, ceci seulement dans le cas de formes à extrémités spécialisées. Mais qui décidera sans risque du poids de la tête, de la hauteur sur pattes ou de la longueur de la queue d'un Reptile dont quelques pas sur l'argile demeurent le seul vestige ? Quoiqu'il en soit, une discussion sommaire suivra chaque description, les conclusions d'ensemble étant réservées pour la fin de l'étude.

Source : MNHN, Paris

e) *Classification des traces.*

Le problème de la classification des pistes de Vertébrés devra être repris en conclusion, avec l'appoint des enseignements fournis par cette étude. Mais quelques mots sont ici nécessaires pour expliquer l'ordre choisi dans nos descriptions.

Les anciennes classifications de Hitchcock (1836 à 1865) et leur moderne adaptation par Lull (1915 et 1953) nous ont paru trop complexes et trop étroitement dépendantes de leur objectif particulier (les traces du Trias du Connecticut) pour être ici commodément suivies. On a donc choisi de se placer plutôt dans l'esprit, quoiqu'ambitieux, de la classification de Nopcsa (1923), (fig. 7), malgré les difficultés sur lesquelles il faudra revenir. Nous parlerons donc de traces « stégocéphaloïdes » (ou « salamandroïdes »), « lacer-

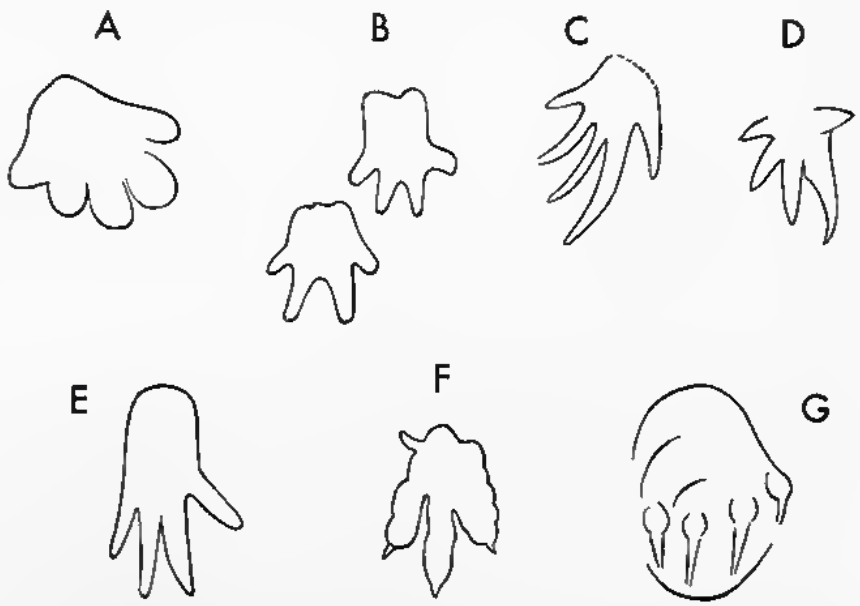


Fig. 7. — Les sept types de traces de Nopcsa.
A : stégocéphaloïde (*Acibates* Hickling) ; B: salamandroïde (*Nasopus* Matthew) ; C : lacertoïde (*Neolacerta* Nopcsa = Notalacerta Butts) ; D : rhynchosauroïde (*Rhynchosauroïdes* Beasley) ; E : crocodiloïde (« *Osteolamus* ») ; F : dinosauroïde (*Gigandipus* Hitchcock) ; G : théromorphoïde (*Chelichnus* Hickling).

toïdes », « théromorphoïdes », « dinosauroïdes ». Mais on ne prétend pas d'abord définir ces termes avec rigueur, ni surtout leur sous-entendre, *a priori*, une attribution zoologique précise (1).

(1) Une définition plus rigoureuse sera donnée au début de l'étude de chaque groupe.

Source : MNHN, Paris

Par « *salamandroïdes* » ou « *stégocéphaloïdes* », nous désignerons des traces à quatre ou cinq doigts moyens et écartés, sans prédominance marquée, dénotant un autopode symétrique, mésaxonique ou paraxonique.

Par « *lacertoïdes* », des traces obliques à ectaxonie marquée, se traduisant par l'allongement (éventuellement l'abduction ou l'incurvation) des rayons externes, surtout le IV, parfois le V.

Par « *théromorphoïdes* », des traces à doigts courts, serrés et épais, en principe pentadactyles et mésaxoniques.

Par « *dinosauroïdes* » enfin, des traces mésaxoniques, montrant une prédominance des doigts médians telle qu'elle conduise à la réduction des doigts latéraux (tendance qui aboutirait à l'extrême à la forme de pied des Oiseaux).

Insistons sur le fait que nous aurons affaire (en ce qui concerne du moins les trois derniers types) plus souvent à des tendances qu'à des formes accomplies, l'âge relativement ancien des couches étudiées s'opposant sans doute dans une certaine mesure à l'existence d'autopodes morphologiquement très évolués ou très spécialisés.

Ainsi provisoirement catalogués, ces types sont, pour cette même raison, très inégalement représentés dans notre matériel, le stégocéphaloïde l'emportant de beaucoup sur les autres. On remarquera aussi qu'à ce dernier correspondent la majorité des petites traces (jusqu'à 25 mm à peu près), tandis que les plus grandes sont plus souvent de forme composite ou ambiguë. Ainsi une classification qui se voudrait logique se trouve correspondre statistiquement à un simple classement métrique.

Source : MNHN, Paris

I. — GROUPE STÉGOCEPHALOÏDE

Nous comprenons sous ce titre des pistes (ou traces) qui présentent en principe les caractéristiques suivantes — quoique certaines puissent s'en écarter sur un ou quelques points.

Le dessin de l'autopode est relativement large et symétrique, mésaxonique (pied) ou paraxonique (main), les rayons bien divergents ; la main, tétradactyle, est un peu dirigée vers l'intérieur ; le pied, en principe pentadactyle (mais il arrive que le nombre des doigts imprimés soit moindre), est dirigé dans le sens de la marche ; les traces antérieures et postérieures sont approximativement égales, avec possibilité d'une légère prédominance antérieure (caractère « primitif ») ou postérieure (caractère « évolué »), et leur écartement par rapport à l'axe du mouvement est sensiblement le même ; la démarche est plantigrade ou semi-plantigrade ; la piste est large par rapport à l'enjambée : rapport écartement postérieur/enjambée de l'ordre de 60% ou supérieur à ce chiffre (1). Le couple peut être disjoint (caractère « primitif ») ou plus ou moins serré (caractère « évolué »). La trace du ventre et celles de la queue peuvent être imprimées, mais ce n'est pas le cas général.

Rappelons que de telles traces sont connues dès le Dévonien (ex. : *Hylopus* Dawson), fréquentes dans le Carbonifère (ex. : *Ammobatrachus* Gilmore), et qu'elle persistent au Trias (ex. : *Cryptobranchichnus* von Huene, *Parabatrachopus* Lull). Leur répartition stratigraphique, de même que la forme des extrémités qu'elles révèlent, correspond donc de façon satisfaisante à celle des Stégocéphales. Il n'est pas interdit de penser cependant que certaines puissent se rapporter à d'autres groupes, puisqu'elles se rencontrent encore aujourd'hui chez les Urodèles.

1. GENRE *DIVERSIPES* N. G.

Matériel. Deux pistes rapportées à l'unique espèce de ce genre se trouvent en creux sur la même plaque (V11) provenant du gisement G 2 (fig. 8, pistes 1 et 2). La première comporte 12 couples (6-6), la seconde 11 (5-6). L'une et l'autre sont pourtant difficiles à débrouiller sur certains segments du parcours. La piste 1 change quelque peu d'aspect en cours de trajet et correspond peut-être à la juxtaposition de deux pistes : nous n'en avons donc étudié systématiquement que les six premiers couples, pour lesquels il n'y a pas d'ambiguité ; la piste 2 se trouve, à son origine, mêlée à celle du type *Acutipes* et,

(1) La valeur de ce rapport peut s'abaisser beaucoup chez des formes plus évoluées, ou dans la marche rapide (exemple actuel : Triton).

Source : MNHN, Paris

FIG. 8. — Ensemble de la grande plaque VII (gisement G2) (× 1/8). 1 et 2: *Diversipes proclivis* ; 3 : *Acutipes decessus*.

Source : MNHN, Paris

d'ailleurs, à d'autres traces inétudiables, mais comporte heureusement aussi une partie clairement isolée. Bien que la première ait des dimensions un peu supérieures à la seconde, les différences relevées seraient insuffisantes pour justifier une distinction spécifique. Les deux seront prises comme cotypes. D'autre part, diverses plaques portent des pistes ou empreintes du même genre.

Diversipes proclivis n. sp.

Description des types (fig. 8, pistes 1 et 2, fig. 9 et pl. 1, 2 et 3).

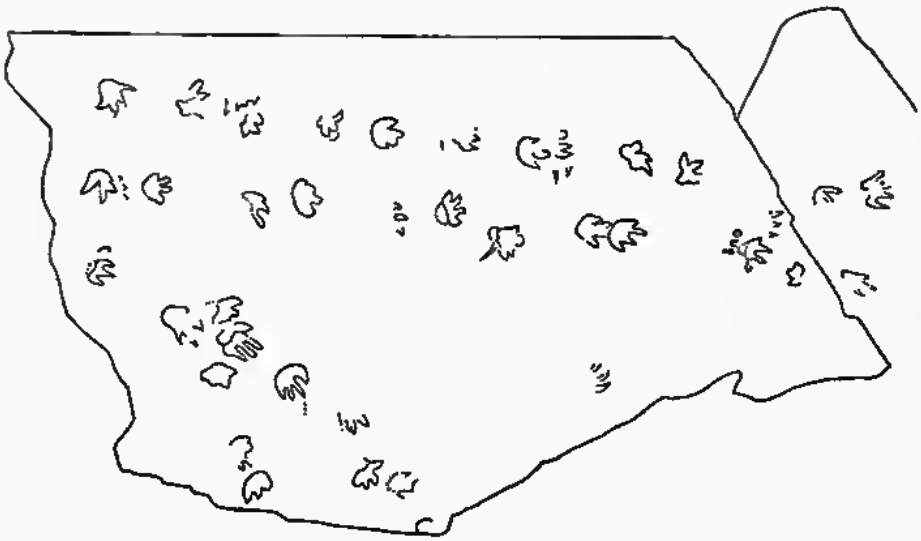


Fig. 9. — *Diversipes proclivis*, cotype n° 1 (× 1/5 env.).

La remarque initiale, et la plus curieuse, consiste en l'impression très différente des pattes antérieures et des postérieures : alors que les premières sont complètes et très enfoncées, les secondes ne comportent le plus souvent que les pointes des orteils ; elles manquent même quelquefois. Un autre caractère est une certaine diversité d'aspect, surtout sur la piste 1, dont les empreintes, d'abord obtuses et bien enfoncées, deviennent plus aiguës et moins profondes : différence qui ne tient sans doute qu'à la compacité variable du sédiment initial, mais incite à la prudence dans l'interprétation.

L'enjambée est en moyenne de 95 mm (90 à 115) pour 1, de 85 mm (75 à 100) pour 2, les largeurs totales respectives correspondantes étant de 80 et 70 mm. Le pied est à peine plus éloigné de l'axe que la main, l'écartement varie de 50 à 60 mm environ. Les distances entre deux empreintes successives antérieures droite et gauche (envergure antérieure) sont aussi variables ; au cours du trajet, elles vont de 60 à 80 mm pour la piste 1, de 55 à 70 mm pour la piste 2.

Source : MNHN, Paris

La main, profondément marquée, à peu près aussi longue que large (20 sur 20 mm environ), paraît très pachydactyle : les quatre doigts sont arrondis, courts (5 à 8 mm), larges (4 à 5 mm), mais deviennent plus fins et pointus sur la partie aberrante de la piste 1. Il ne paraît pas y avoir de griffes. Quoique la divergence des rayons soit ici difficilement mesurable et, d'ailleurs, assez variable, on peut faire état d'une angulation totale de 100 à 135°, assez régulièrement répartie entre les trois espaces interdigitaux, le doigt externe étant pourtant en moyenne un peu plus écarté (40 à 50°). La paume est courte, épaisse, moins enfoncée vers l'arrière, où sa limite est parfois concave. Aucun bourrelet prépalmaire n'est indiqué. Par sa symétrie approximative la main peut être considérée comme paraxonique (axe passant entre les doigts 2 et 3). Son axe est plus ou moins, mais presque toujours, tourné vers l'intérieur (jusqu'à 45°).

A la précision des empreintes de la main, s'oppose le caractère incomplet et décevant de celles du pied. Celles-ci sont situées nettement en arrière de celles-là, l'extrémité des orteils à 1 ou 2 cm de la limite postérieure de la paume, mais pas assez cependant pour douter de leur attribution respective. Elles leur sont aussi, de très peu, latérales (v. *supra*). Les pointes de trois orteils, moins obtus que les doigts de la main, sont en général seules marquées ; ils paraissent peu divergents, un peu orientés médialement, et croissent un peu de l'interne à l'externe. On en relève parfois, tout à fait à l'extérieur, un quatrième, dont l'axe fait un angle de 50°, voire plus, avec la direction du mouvement. La largeur possible de la patte, à son extrémité, atteint ainsi 52 mm. La plante n'est jamais clairement indiquée (v. ci-dessous).

Autres échantillons.

La petite plaque D, isolée (pl. V, 2), provenant du même gisement, porte en creux quatre couples d'empreintes de cette espèce. La longueur de l'enjambée (95 mm), la largeur totale et l'écartement de la piste (75 à 50 mm), ainsi que les détails visibles permettent d'en décider avec certitude. La main, très bien imprimée (profondeur des traces jusqu'à 2 mm), paraît cependant un peu moins ouverte que sur le type (70 à 80°). Le pied, où l'on peut deviner une sole étroite (1), est peu net ; il confirme cependant l'existence d'un doigt externe en forte abduction. Les autres mesures et caractères sont strictement ceux du type.

D'autre part, des traces analogues ont pu être relevées sur trois autres plaques : I (4 couples), O6 (2 couples), O7 (une empreinte antérieure isolée). Sur I, les orteils paraissent terminés par de faibles pelotes et on relève nettement la traînée du ventre, comme sur l'échantillon non nommé n° 1 (voir ci-après : pistes et empreintes stégocéphaloïdes non nommées).

---

(1) Il n'est pas impossible, ce que suggère un examen attentif, que ce pied soit en fait plus large qu'il ne paraît. Il est certain en tout cas que c'est la main qui porte la plus grande partie du poids du corps.

Source : MNHN, Paris

Discussion.

La difficulté de lecture et d'interprétation des empreintes postérieures est due à une hétéropodie fonctionnelle, qui paraît désigner un train antérieur relativement très lourd. La nette disjonction du couple, dont la longueur de centre à centre, représente environ le tiers de l'enjambée, n'est dépassée, dans notre matériel, que par les mauvaises pistes de notre échantillon n° 1 (v. ci-après), et doit être considérée comme un caractère primitif, ainsi que la traînée du ventre sur l'exemplaire affine de la plaque I. Le mode de locomotion peut être comparé à celui de la Salamandre actuelle en allure lente (v. discussion générale). L'auteur devait donc être un petit Stégocéphale primitif, à grosse tête, à membres courts et écartés, à démarche lourde et irrégulière. La longueur évaluée du tronc (v. méthode dans la discussion générale) devait être de l'ordre de 10 cm.

2. GENRE *FOLIIPES* N. G.

Matériel. Une piste, de 9 couples (4-5), dont 7 (3-4) bien marqués, a été relevée et moulée au gisement G 3.

Ce moulage 16 constitue le plastotype.

Foliipes abscisus n. sp.

Description du type (fig. 10 et pl. I, 1 ; v. aussi fig. 32).

Fig. 10. — *Foliipes abscisus*, type (× 1/5 env.).

C'est la piste d'un animal d'assez belle taille, dont l'enjambée mesurait en moyenne 115 mm, avec une variation de 100 à 125 (?). Les pattes postérieures sont légèrement plus éloignées de l'axe que les antérieures (largeur maximale : 95 mm, écartement postérieur : 70-75 mm, écartement antérieur : 65 mm).

La main, en général mieux marquée que le pied, présente quatre doigts effilés, assez peu divergents (angulation totale maximum : 55°). La largeur de l'empreinte, 20 à 22 mm, est légèrement dépassée par sa longueur : 25 mm environ. Les deux doigts médians sont assez longs (10 mm) et parallèles,

Source : MNHN, Paris

orientés selon l'axe de la marche, ou convergeant trés peu vers lui ; le doigt externe, plus court, est très nettement divergent et implanté plus haut ; l'interne, réduit, serré contre le deuxiéme, est orienté un peu médialement. L'avant de la paume est souvent mieux marqué que l'arrière. Cette paume paraît tantôt arrondie, tantôt tronquée, selon que sa limite postérieure s'est trouvée ou non imprimée ; elle est dans le premier cas un peu plus longue que les doigts (13-15 mm). L'empreinte ressemble ainsi á une feuille irrégulièrement découpée, à quatre pointes.

Les traces du pied, de forme un peu différente, sont en général moins bonnes. Quatre doigts seulement y sont aussi marqués ; les deux extrêmes, plus faibles, peuvent même faire défaut. Lorsque l'empreinte est complète (p. ex. sur P 1 ou P 5) la longueur (30-33 mm) excéde encore de beaucoup la largeur (20 mm). Le deuxiéme orteil paraît le plus long (15 mm), suivi de près par le troisiéme ; tous deux sont sensiblement parallèles à l'axe ; les deux extrêmes sont assez symétriques de part et d'autre, mais peu divergents (en tout, max. 40°). La sole pédieuse est assez courte (10-15 mm) ; son bord interne, beaucoup plus long que l'externe, donne à la patte une apparence dissymétrique.

Ce pied est placé, au cours de la marche, peu en arrière de la main : il y a 1 cm, parfois moins, entre la trace du rebord palmaire et celle de l'extrémité des orteils ; mais il est plus écarté de l'axe : 95 mm entre deux empreintes postérieures successives droite et gauche, contre 80 entre les antérieures.

Discussion.

L'auteur de ces pistes paraît á certains égards moins « primitif » que dans le genre précédent : ici, en effet, le membre postérieur était un peu plus écarté que l'antérieur ; le pied, qui semble n'avoir eu que quatre orteils fonctionnels, était un peu plus grand et plus allongé que la main. Mais la piste reste large et le couple est á peine plus serré. L'animal était aussi un peu plus grand (longueur estimée du tronc : 13 cm environ), le train antérieur relativement moins lourd. Les doigts étaient effilés, sinon terminés par des griffes.

3. GENRE *DEVIPES* N. G.

Espèce unique

Devipes caudatus n. sp.

Matériel. Un moulage d'une piste isolée provenant du gisement G 7, entre le Bosc et Saint-Alban (1).

(1) Ce gisement a été découvert par M. Kruseman.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION DU TYPE (fig. 11 et pl. II, 1 et 2).

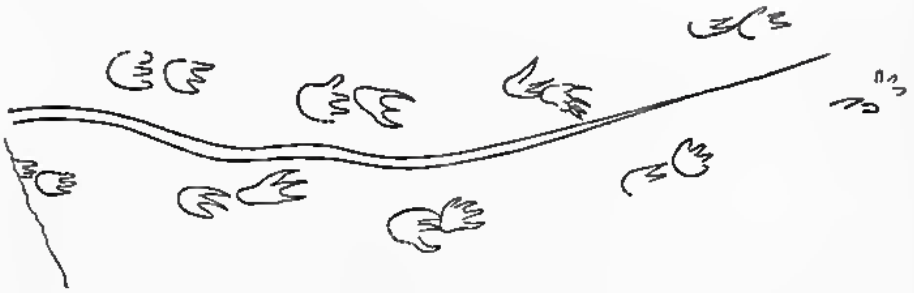


FIG. 11. — *Devipes caudatus*, type (× 1/3 env.).

La piste, représentée par 9 couples (4 g. et 5 dr. sur le moulage), tourne un peu irrégulièrement vers la gauche (droite de l'animal). Elle comporte en outre une trace de queue large et bien marquée.

Pour une enjambée moyenne de 75 mm, la largeur maximale de la piste mesure 60 mm. L'écartement des pattes postérieures est inférieur à 50 mm, celui des antérieures de 40 mm environ.

Les traces des mains montrent quatre doigts assez longs, pointus, voire griffus. L'axe de la patte, qui passe entre II et III (main paraxonique), est à peine dirigé vers l'intérieur. Un talon et des griffes peuvent être plus ou moins marqués, ce qui fait varier la longueur des empreintes antérieures de 12 à 20 mm (moyenne : 15 mm). Le dessin est relativement banal, les deux doigts médians viennent en avant des doigts latéraux, le plus long paraissant, de peu, le troisième (5 à 6 mm contre 4 à 5 pour les autres). Les doigts assez fins (2 mm à la base) s'effilent vers la pointe parfois prolongée par la trace d'une griffe. La longueur de la paume varie, selon l'enfoncement de la région postérieure, de 6 à 12 mm, pour une largeur de 8 à 10. Cette paume peut être plus enfoncée que les doigts, désignant un animal à nette tendance palmigrade. Il n'y a pas de bourrelet à l'avant de la paume.

Le pied était posé immédiatement en arrière de la main, ou même venait chevaucher légèrement son empreinte. Son axe était dirigé assez nettement vers l'extérieur, compte tenu de la partie externe, souvent non marquée. La longueur du couple (30 à 40 mm) représente ainsi sensiblement la somme des longueurs des autopodes. Les empreintes postérieures, plus aberrantes que les antérieures (trois orteils seulement sont marqués), ont une longueur variable, de 12 à 18 mm selon que le talon et les griffes sont plus ou moins imprimés. Elles montrent une nette prédominance fonctionnelle interne puisque, sur certaines, seuls les deux doigts médiaux sont indiqués. Ceux-ci sont étroits et longs (6-10 mm), effilés et probablement munis de griffes (jusqu'à 1 cm sur l'empreinte 2 P). Le troisième, moins marqué, quand il l'est, est long (10 mm), très divergent (presque 45°) et parfois un peu arqué. La plante n'est nettement imprimée que sur une seule trace (3 P) : elle mesure alors 12 mm de large pour 10 de long. Aux autres empreintes, seule la partie antéro-interne est bien marquée (endoclinie).

Source : MNHN, Paris

L'envergure postérieure est en moyenne de 55 mm (52 à 59), à peine supérieure à l'envergure antérieure, d'ailleurs plus irrégulière (50 à 60).

La trace de la queue est exceptionnellement large (5 mm) et très bien marquée. Son parcours, à peine sinusoïdal, tend à s'écarter un peu de l'axe du mouvement à chaque enjambée, suivant le tracé habituel en pareil cas.

Discussion.

Cette piste, encore assez proche du type moyen défini ci-dessus, s'en distingue cependant par un couple plus serré et par l'empreinte du pied un peu plus éloignée de l'axe que celle de la main, ce qui traduit sans doute une meilleure adaptation à la marche terrestre. Mais les traces antérieures, plus complètes que les postérieures, indiquent encore la massivité du train antérieur. Rappelons la présence de griffes à toutes les extrémités, la très forte endoclinie postérieure, la longue queue traînant sur le sol. La longueur estimée du tronc de l'animal est de 72 mm.

4. GENRE *CRENIPES*, N. G.

Matériel. Deux plaques (B et C), collectées par M. Ellenberger, proviennent du même gisement G 2. Elles portent 6 pistes, dont 4 étudiables, paraissant d'un type assez homogène pour définir un « genre » : *Crenipes*, que nous subdiviserons en deux « espèces ». La première piste (C1), la plus belle, tiendra lieu de génotype : elle comporte 10 couples (6 g. et 4 d.) et une empreinte de queue rectiligne ; la seconde (B1), plus imparfaite, 10 couples (5-5), sans trace nette de queue ; les dernières (B3 et C2), moins bonnes encore, seront seulement envisagées en appendice à l'étude des deux autres.

Crenipes abrectus n. sp.

Description du type (1) (fig. 12 et pl. III, 2).

C'est une très belle piste de type acrodactyle, où seules sont bien imprimées les extrémités griffues des doigts. La longueur de l'enjambée est en moyenne de 75 mm, mais varie de 63 à 83, pour une largeur totale de 65 mm environ. L'écartement des pattes postérieures est de 50 mm, celui des antérieures un peu moindre.

La main, nettement plus petite que le pied, est dirigée vers l'intérieur (30° pour un axe passant entre II et III). Ses quatre doigts effilés, probablement griffus, dont les deux externes ne sont pas toujours imprimés, se courbent vers l'intérieur. Ils divergent au total de 75° environ (de l'intérieur vers l'extérieur : 35°, 20°, 20°). La largeur de l'empreinte, entre les extrémités des doigts I et IV mesure 12 mm ; sa longueur, en l'absence de paume nettement indiquée, peut être estimée à 14-15 mm. L'intervalle entre deux empreintes antérieures droite et gauche successives (envergure antérieure) est de 50 à 55 mm.

(1) Figuré, mais non nommé, par F. Ellenberger, 1959, fig. B.

Source : MNHN, Paris

Le pied, un peu plus éloigné de l'axe de la marche que la main, était posé immédiatement en arrière de celle-ci : la distance entre les pointes des doigts et celles des orteils correspondants est de 15 à 18 mm, soit à peine plus grande que la longueur estimée de la main.

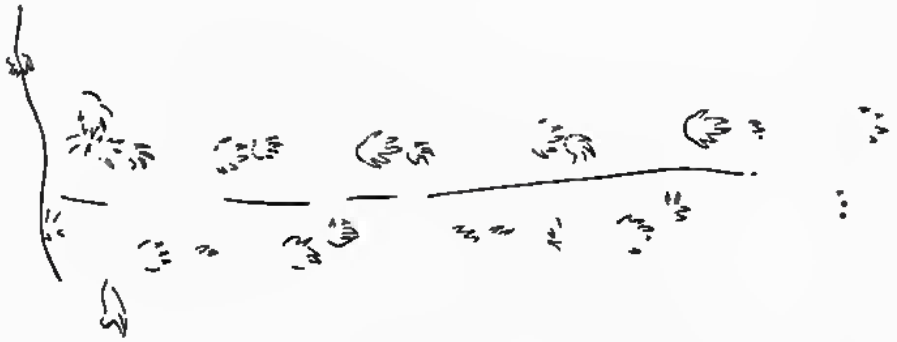


FIG. 12. — *Crenipes abrectus*, type (× 1/4 env.).

Contrairement à la main, le pied, pentadactyle, n'est pas dirigé vers l'intérieur, mais le doigt axial III, le plus long, est exactement dans le sens de la marche. Les orteils étaient effilés et sans doute griffus, rectilignes, divergeant au total d'environ 80° (20°, 20°, 15°, 25° de l'intérieur à l'extérieur). Seules les extrémités en sont bien marquées, à l'exclusion de toute pelote et de la plante, de sorte qu'on ne peut mesurer la largeur qu'au niveau des bouts des doigts extrêmes : 18 mm; mais la longueur devait être à peine plus grande (à moins d'un long talon). L'envergure postérieure est de 55 à 62 mm.

La piste comporte en outre une trace de traînée de la queue, fine, très sensiblement rectiligne et par endroits interrompue.

Crenipes abscurvus n. sp.

DESCRIPTION DU TYPE (1) (fig. 13 et pl. III, 1).

Assez proche de la précédente par les dimensions (enjambée assez variable de l'ordre de 80 mm, écartement postérieur environ 60 mm) et par l'allure d'ensemble, cette piste s'en écarte pourtant par quelques caractères importants.

La main, tétradactyle, est un peu moins dirigée vers l'intérieur ; la paume, quelquefois faiblement marquée, est arrondie en arrière d'où une longueur totale de 20 mm environ (dont la paume représente un peu moins de la moitié), pour une largeur ultime de 14 mm ; la largeur palmaire est de 10 mm à la base des doigts.

Les empreintes postérieures sont souvent assez peu claires, mais comportaient très vraisemblablement cinq doigts, les 4e et 5e étant groupés et en

(1) Figuré, mais non nommé, par F. ELLENBERGER, 1959, fig. A.

Source : MNHN, Paris

abduction (non toujours imprimés, d'où l'apparence d'un petit pied à trois doigts), les trois autres, plus courts et plus étroits, sensiblement dirigés axialement. La plante est courte et arrondie, rarement et faiblement marquée.

Fig. 13. — *Crenipes abscurvus*, type (× 3/10 env.).

Longueur et largeur de l'empreinte mesurent respectivement 18 et 21 mm.

La trace de la queue n'est indiquée que vaguement et sporadiquement.

Autres échantillons.

Dans la piste C 2, l'enjambée, légèrement plus grande que dans les types précédents, quoique également irrégulière, atteint, voire dépasse 90 mm, pour une largeur extrême de 65 mm. L'écartement des pattes postérieures vaut 45 à 50 mm, celui des antérieures est pratiquement égal. Une fine trace de queue, régulièrement sinusoïdale (écart maximum de l'axe : 4 mm), montre une période égale à l'enjambée, les couples d'empreintes se trouvent sensiblement au plus proche des régions d'amplitude maximale.

La main, dont une seule empreinte est nette, possède quatre doigts aigus, courbés vers l'axe, surtout les deux internes, la divergence des doigts extrêmes dépassant 120°. Sa largeur maximale atteint 14 mm, sa longueur, en l'absence de paume nettement indiquée, peut être estimée au moins égale.

L'empreinte des pieds, disposée très peu en arrière de celle des mains, ne permet pas d'affirmer avec certitude l'existence de quatre ou de cinq doigts, mais elle montre en revanche un talon allongé, la longueur totale pouvant excéder 20 mm pour une largeur d'environ 12 mm (mais ces empreintes sont peut-être incomplètes en largeur).

La piste B3, assez mauvaise, confirme en gros cette description, mais les doigts de la main paraissent moins divergents et moins courbés ; l'empreinte des pieds, également allongée, est plus étroite, car sans doute incomplète. Enfin, sur la même plaque C que la piste précédente, une empreinte de queue isolée (C3) forme une sinusoïde très régulière de période voisine de 80 mm.

Discussion.

La présence de griffes à toutes les extrémités, l'hétéropodie postérieure marquée, l'incurvation vers l'intérieur des doigts et, dans notre seconde

Source : MNHN, Paris

espèce, des orteils, la fréquence de l'empreinte de la queue, sont les principales particularités de ces pistes. La largeur est encore grande par rapport à l'enjambée mais, comme dans le genre précédent, le couple est assez serré. La longueur du tronc, calculée suivant la méthode géométrique de SOERGEL, est de 7 à 8 cm, suivant les exemplaires.

5. GENRE *ACUTIPES* N. G.

Matériel. Sur la plaque 7, provenant du gisement G2, une très longue piste rectiligne peut être suivie sur 1 m environ, parcours correspondant à 23 couples, avec quelque incertitude vers le milieu, où elle se trouve mêlée à d'autres pistes ou traces d'un type un peu différent (piste 2 en particulier, voir : *Diversipes*) (fig. 8, piste n° 3). Les couples 13 à 23 et 14 à 22 forment en revanche un segment bien isolé, d'étude relativement aisée, qu'on utilisera essentiellement dans la description. Quoique ces empreintes ne soient pas excellentes et présentent des ressemblances éventuelles avec celles des types *Serripes* et même *Diversipes*, nous avons cru préférable d'en faire l'ichnotype d'un genre distinct, représenté par cette seule espèce :

Acutipes decessus n. sp.

DESCRIPTION DU TYPE (fig. 8, piste 3, fig. 14 et pl. III, 3).

FIG. 14. — *Acutipes decessus*, type (× 1/4 env.).

Sont généralement seuls imprimés les doigts et, au moins à l'empreinte postérieure, un bourrelet préplantaire. L'enjambée est de l'ordre de 95 mm, avec une variation de 85 à 100. La plus grande largeur de la piste (entre les limites latérales des empreintes des pieds) est de 70 ou 75 mm ; les empreintes antérieures sont un peu plus rapprochées de l'axe que les postérieures : les écartements moyens d'axe à axe correspondants représentent respectivement 45 et 55 mm (mais ce dernier chiffre est particulièrement variable : 45-60) et semblent aller se resserrant vers l'avant de la piste.

La main montre quatre doigts subégaux, modérément allongés (jusqu'à 9 mm) et pointus ; sa longueur estimable est de 15 à 20 mm (la paume n'étant jamais bien marquée et paraissant fonctionnellement très courte), sa largeur de 18 à 20 mm. La divergence angulaire des doigts est modérée, 70° environ,

Source : MNHN, Paris

les deux extrêmes étant plus écartés des moyens que ceux-ci ne le sont entre eux (30°, 10°, 30°, comme ordre de grandeur). L'axe de la patte, qui passe entre les doigts II et III, est légèrement tourné vers l'axe général, d'environ 30°. Des pelotes prépalmaires paraissent exister, mais n'ont pas laissé un véritable bourrelet en arrière des empreintes des doigts. L'envergure antérieure varie de 65 à 75 mm.

L'empreinte du pied ne chevauche généralement pas celle de la main, elle lui est un peu postérieure et externe. Elle ne comporte, comme elle, que quatre doigts, mais l'existence d'un hallux n'est pas invraisemblable et semble même indiquée une fois (couple 14). Les quatre orteils externes, un peu courbés en dehors, sont beaucoup plus longs, minces, aigus et parallèles que les doigts de la main. Le troisième (dans notre interprétation) est le plus long (jusqu'à 20 mm), et doit être présumé axial. En arrière de l'empreinte des orteils, une crête saillante, comme un bourrelet de vase repoussé par la sole, signale l'existence de pelotes ou callosités préplantaires. La plante elle-même ne peut être que rarement soupçonnée ; sa largeur est de 18 à 20 mm. au niveau du bourrelet antérieur. Dans une longueur imprimée du pied de 22 à 37 mm, la plante semble comprise pour 10 à 15 mm. L'ensemble de la patte est très légèrement tourné vers l'intérieur, moins encore que ne l'était la main. L'envergure postérieure est à peine plus grande que l'antérieure : 65 à 80 mm.

Discussion.

Ce genre, comme les deux précédents, montre, par l'hétéropodie notable, le couple assez serré et la largeur relativement faible de la piste, une plus grande rapidité de la démarche que dans nos premières formes. Notons l'existence d'un bourrelet préplantaire, la longueur et l'acuité des orteils (nette prédominance du médian). La longueur du tronc de l'animal peut être évalué à près de 10 cm.

6. GENRE *STRICTIPES* N. G.

Espèce unique

Strictipes regularis n. sp.

Matériel. Un moulage en plâtre (plastotype) d'une piste provenant du gisement G3.

Description du type (fig. 15 et pl. 11, 3).

Une belle piste isolée, formée de 13 couples ou éléments de couple. La disposition est régulière, sauf une empreinte (2A) aberrante, mais certaine, bien imprimée, rectiligne, étroite par rapport à l'enjambée. Celle-ci est de 110 mm environ (100-130) ; la largeur totale de la piste est de 65 mm, l'écartement postérieur de 45, l'antérieur subégal (40-45).

Source : MNHN, Paris

Les mains, ramassées, longues de 17 à 18 mm dans les meilleures empreintes, montrent la trace de quatre doigts courts et écartés, et une paume large, bien enfoncée. L'axe fonctionnel, passant entre II et III (paraxonie), est légèrement dirigé vers l'intérieur. Les doigts, assez larges (3 mm) et arrondis, ne sont cependant pas élargis en pelotes. Leurs longueurs respectives, de l'intérieur à l'extérieur, mesurées sur la meilleure trace, sont de 4, 7, 9 et 7,5 mm. Les doigts extrêmes forment entre eux un angle sensiblement droit, et l'écartement des rayons est régulier (environ 30° pour chaque angle interdigital).

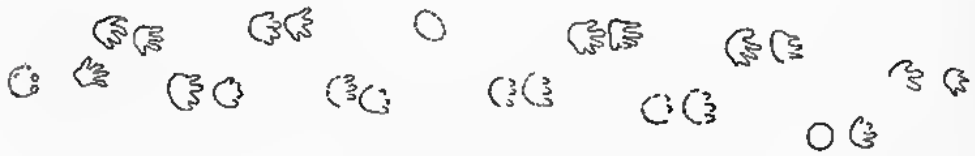


FIG. 15. — *Strictipes regularis*, type (× 1/5 env.).

La paume, large et courte (15 mm et 8 mm respectivement) est bien marquée, séparée des empreintes des doigts par un petit intervalle ; elle présente parfois un léger bourrelet antérieur. La distance entre deux empreintes antérieures consécutives, d'ailleurs égale à son équivalent postérieur (envergures antérieure et postérieure), est voisine de 70 mm (à l'exception de la mesure 2A - 3A = 50 mm, par suite de l'emplacement aberrant de la trace 2A).

Les empreintes postérieures sont situées un peu en arrière des antérieures, la longueur totale du couple étant en moyenne de 40 mm, dont 20 environ représentent la longueur du pied. Elles sont inégalement marquées et comportent jusqu'à cinq doigts, dont l'externe est écarté, l'interne très court et disposé très en arrière. L'axe de la patte, mésaxonique, est dirigé vers l'intérieur suivant un angle de 20 à 30°.

Les orteils, larges (3 mm), courts et arrondis, mesurent respectivement, de l'interne à l'externe : 2-3, 5, 8, 9 et 5-6 mm, sur la meilleure empreinte (9 P). Leur divergence totale, d'environ 100°, se répartit en quatre angles adjacents de 10, 15, 30 et 45° environ de l'intérieur vers l'extérieur.

La plante représente plus de la moitié de la longueur de l'empreinte (11 mm), un creux correspond au bourrelet antérieur. La largeur (15 mm à la base des doigts) diminue rapidement vers l'arrière, la trace se terminant en arrondi, quoique certaines unités donnent l'impression d'un léger talon allongé. Le maximum d'enfoncement se situe au centre de la plante.

DISCUSSION.

C'est une piste très étroite (rapport écartement postérieur/enjambée de l'ordre de 40%, comme chez le Triton) ; et ce caractère, joint à un couple très serré, traduit une marche évoluée et rapide. En revanche, l'aspect des

Source : MNHN, Paris

empreintes, considérées isolément, demeure typiquement stégocéphaloïde ; l'homopodie est même assez remarquable. La longueur estimée du tronc dépasse 11 cm.

7. GENRE *NANIPES* N. G.

Matériel. L'ichnotype (Fd), collecté par M. KRUSEMAN, provient de la carrière de Rabejac (G4). C'est une belle piste isolée de 13 couples, 7 à gauche, 6, dont 2 incomplets, à droite. A ce genre, nous rapportons aussi une piste de 4 couples (2-2) de même provenance (Fa) et une, beaucoup moins bonne (huit couples très imparfaits) mais comportant une trace de queue, accompagnant sur la planche E (provenance G2) d'autres pistes de type différent. L'ensemble forme une seule espèce :

Nanipes minutus n. sp.

DESCRIPTION DU TYPE (fig. 16 et pl. IV, 3).

FIG. 16. — *Nanipes minutus*, type (× 1/3).

Piste de très petite taille dont seuls les longs doigts sont bien imprimés. L'enjambée moyenne est de 55 mm, la largeur totale de la piste, 40 mm. L'écartement des pattes postérieures, d'axe à axe est de 30 mm environ, celui des pattes antérieures, de 20 mm à peine.

Les mains sont tournées vers l'intérieur. Elles présentent quatre doigts fins, pointus, dont la divergence totale approche de 90°, l'externe se trouvant sensiblement parallèle à l'axe du mouvement, l'interne plus court, perpendiculaire ; les deux médians, presque parallèles entre eux, sont tournés à 45° vers l'axe de la marche. Le troisième rayon, le plus long (jusqu'à 5 mm),

Source : MNHN, Paris

peut être considéré comme axial. La paume n'étant pas marquée, la longueur de la patte ne peut être qu'estimée voisine de 10 mm ; la largeur totale prise entre les pointes des doigts extrêmes, est d'environ 8 mm. Sur deux des empreintes (nos 10 et 11), il est possible de relever à la base des doigts deux ou trois traces ponctuelles, pouvant correspondre à de très petites pelotes prépalmaires. L'envergure antérieure, lorsqu'elle est mesurable, est voisine de 35 mm.

Les pieds, sensiblement plus grands et plus écartés, ont laissé leurs empreintes très peu en arrière de celles des mains, qu'ils chevauchent : l'extrémité des orteils vient se placer soit extérieurement au niveau de la base des doigts de la main, soit même jusqu'à plus de la moitié de leur longueur. Des cinq rayons, les trois médians, les plus longs, sont les mieux marqués, les deux extrêmes ne l'étant pas toujours. Le pied est dirigé un peu vers l'intérieur, mais moins que la main. Le quatrième doigt, le plus long (jusqu'à 7 mm) est à peu près parallèle à l'axe général. La divergence totale est plus importante qu'à la main, environ 65° ; les deux orteils internes sont tournés d'environ 45° vers l'axe de la marche, les trois autres peu écartés de la direction de cet axe. La plante, courte et arrondie vers l'arrière, n'est que rarement et très faiblement imprimée. D'une façon plus constante qu'à la main, s'observent de légères dépressions ponctuelles (jusqu'à trois disposées en triangle), correspondant peut-être à des callosités. La longueur totale du pied s'établit à plus de 12 mm, la largeur, prise aux pointes des doigts extrêmes, à moins de 10 mm. L'envergure postérieure est d'environ 45 mm.

Autres échantillons.

La deuxième piste (Fa, 4 couples, 2 dr. et 2 g.) présente des caractéristiques semblables, avec des dimensions plus fortes : longueur de l'enjambée : 65-70 mm, largeur totale : 43 mm, écartement des pattes postérieures : 35 mm. Celles-ci, moins bien marquées, n'ont que quatre doigts apparents, l'externe et la plante manquent.

La troisième, E, beaucoup plus imparfaite, ne montre que très mal les empreintes des mains, rarement et à peine celles des pieds, sur un intervalle correspondant à six enjambées. Son intérêt est l'existence d'une trace de queue sinusoïdale, d'ailleurs interrompue, dont la période, environ 55 mm, équivaut à l'enjambée. Chaque empreinte d'un couple de pattes, lorsqu'elle est figurée, se trouve au plus proche d'un sommet de la sinusoïde. Les caractéristiques mesurables paraissent par ailleurs identiques à celles de l'échantillon type.

Discussion.

L'auteur était un très petit animal (la longueur évaluée du tronc n'atteint pas cinq centimètres pour le type), dont le membre postérieur devait, cette fois, nettement prédominer sur l'antérieur, à la fois par sa longueur fonc-

Source : MNHN, Paris

tionnelle et par les dimensions de l'extrémité. On notera la digitigradie apparente (il faut penser à la légéreté de l'animal par rapport à la consistance du sédiment) et, au pied, l'allongement relatif du quatriéme rayon. Ces caractères, pour n'être pas insolites chez un Stégocéphale, éloignent cependant assez nettement *Nanipes* du type stégocéphaloïde ici défini.

8. GENRE *SERRIPES* N. G.

Matériel. Ce genre est fondé sur une seule piste M et quelques empreintes isolées provenant du même gisement G 2. L'allure pectinée est très caractéristique, mais ne va pas sans rappeler : soit, par la lourdeur de la démarche, les formes « à gros ventre » décrites ci-après (voir pistes non nommées) ; soit, par l'acuité des doigts et l'existence d'un bourrelet prépalmaire, certains éléments des pistes de la plaque VII *(Acutipes)*.

Serripes pectinatus n. sp.

DESCRIPTION DU TYPE (fig. 17 et pl. IV, 4).

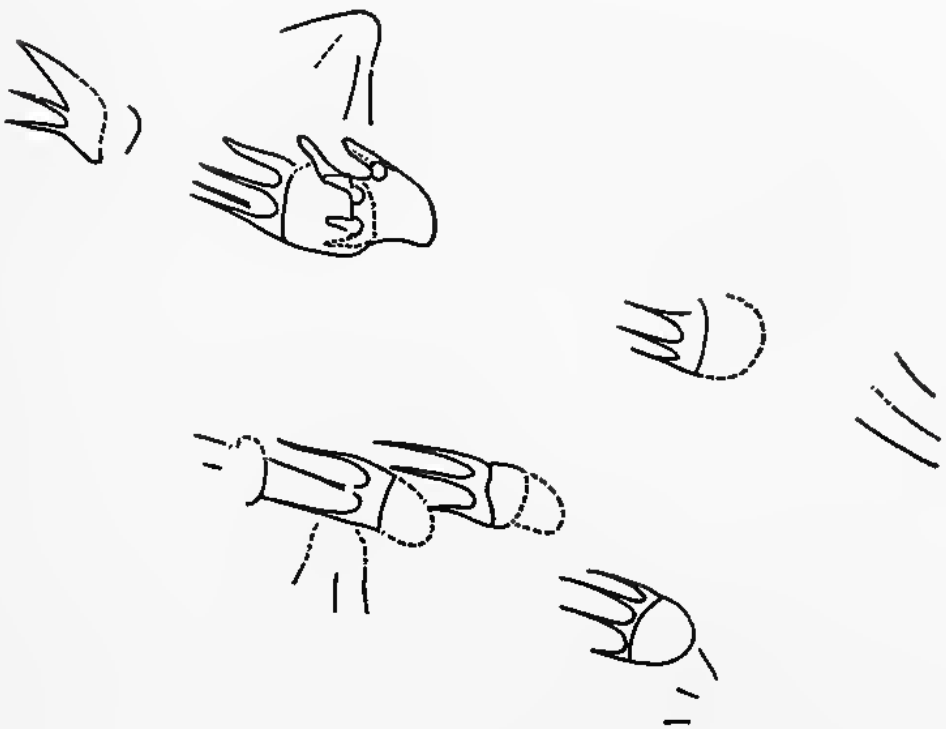


FIG. 17. — *Serripes pectinatus*, type (× 3/5).

Source : MNHN, Paris

C'est une piste de cinq couples, large et passablement irrégulière, où les empreintes postérieures chevauchent les antérieures, ce qui rend assez difficile l'interprétation. La largeur totale, de l'ordre de 75 mm, est presque égale à l'enjambée moyenne (pas de 70 à 90 mm). L'écartement des pattes postérieures, pratiquement égal à celui des antérieures, est voisin de 60 mm. Un couple (6) est heureusement assez clair pour permettre une description valable des empreintes unitaires.

La main, à quatre doigts, paraît passablement plus grande que le pied : 40 mm sur 20. Elle est divisée en deux régions, palmaire et digitale, par un net bourrelet dû sans doute à l'existence, à la base des doigts, de pelotes importantes. Les trois doigts internes, parallèles, paraissent longs et minces, attestant la présence de griffes aiguës : leur longueur figurée (sans doute supérieure à la longueur réelle) atteint et même dépasse 20 mm ; le quatrième doigt, l'externe, semble beaucoup plus court (7-8 mm) et légèrement divergent (il n'est que rarement imprimé). La paume, généralement assez bien visible, est large et régulièrement arrondie (longueur : 20 mm ; largeur : 16 mm).

L'empreinte du pied chevauche quelque peu celle de la main, l'extrémité des orteils atteignant à peu près le milieu de l'empreinte de la paume. Elle est sensiblement plus petite que celle de la main (26 mm sur 22), mais une partie de la différence peut n'être qu'apparente, car, si les quatre orteils sont beaucoup plus courts (5 à 10 mm) que les doigts sur le couple mesuré, ils se prolongent par d'assez longues griffures sur d'autres empreintes de la même piste. L'orteil externe, qui semble ici le plus long, est en légère abduction. A l'avant de la sole plantaire s'observe, comme à la paume, un bourrelet formé de trois pelotes distinctes. La plante, arrondie, est légèrement plus longue (17 mm) que large (15 mm).

Autres échantillons.

De la forme *S. pectinatus*, on peut rapprocher avec vraisemblance quelques traces isolées, imprimées sur les deux faces d'une plaque rebutée (R4), provenant du gisement G 2. On y observe la marque des longs doigts griffus et celle du bourrelet prépalmaire, mais non celle de la paume.

Discussion.

Dans ces pistes, la forme des extrémités paraît au premier abord s'écarter assez de celle que nous avons considérée comme typique : la longueur et le parallélisme des traces des doigts sont aberrants. Mais on peut admettre qu'il s'agit plutôt de griffures que d'empreintes proprement dites, ce qui exagérerait ces singularités. Si l'on considère comme décisifs les caractères métriques, l'homopodie (voire prédominance de la main) et la très grande largeur de la piste sont en revanche très stégocéphaloïdes. Remarquons enfin la présence d'un net bourrelet prépalmaire (et préplantaire) et l'irrégularité de la démarche. Compte tenu de cette irrégularité, la longueur du tronc pourrait être de l'ordre de 8 cm.

Source : MNHN, Paris

9. TRACES STÉGOCÉPHALOÏDES NON NOMMÉES

Aux types précédents, définis par un nombre de caractères suffisants, s'ajoutent d'autres traces incontestablement différentes, mais insuffisamment connues pour être décrites au rang spécifique ; ce sont, tantôt des empreintes plus ou moins isolées, ne constituant pas de piste distincte ; tantôt, au contraire, des pistes dont les empreintes unitaires sont trop mal imprimées ou trop effacées pour être étudiées en détail.

De chacune des premières, un dessin fidèle peut traduire à peu prés les caractéres visibles et mesurables. Les secondes se prêtent plutôt aux mesures et à la description qu'au dessin.

Echantillon n° 1

Description du meilleur exemplaire (pl. V, 3).

Sur la plaque G (provenant du gisement G2), deux pistes, malheureusement très usées, se croisent presque à angle droit. Pour autant que l'appréciation soit possible, on peut les rapporter à des animaux de même espéce (au moins du même groupe), de taille légèrement différente. G1 montre des enjambées de 60 à 80 mm, G2 de 80 à 100 mm(?) ; dans les deux cas, la largeur maximale est de l'ordre de 75 mm, l'écartement d'axe à axe de 50 à 55 (les mesures étant difficiles et assez décevantes). Le caractére le plus singulier est la trace de frottement du ventre.

Une difficulté irrésolue concerne l'attribution des empreintes antérieures et des postérieures : en effet, alors que sur toutes les pistes précédentes, les deux éléments d'un couple étaient plus ou moins rapprochés, voire juxtaposés, les traces des deux autopodes sont ici assez régulièrement distantes, et également écartées de l'axe général. Il y a bien deux types de pattes alternées : l'un est plus court (12 mm) (?) et plus rond ; l'autre, plus long (jusqu'à 22 mm) montrant parfois trois ou quatre doigts effilés et courbés vers l'extérieur et, tantôt l'apparence d'un talon allongé, tantôt un bourrelet postdigital. Ce dernier type, mieux imprimé, serait plutôt á considérer comme postérieur si certains autres exemples *(Diversipes, Serripes)* ne semblaient, au contraire, montrer une prédominance de l'autopode antérieur. Quoiqu'il en soit, les deux extrémités paraissent légérement éversées vers l'extérieur.

La trace du ventre, assez large et irrégulière, cependant plus nette sur G1 que sur G2, s'élargit sur un court segment correspondant à une légère inflexion de la marche.

Autre exemplaire (pl. V, 4).

A ce type se rapporte sans doute aussi une piste (Q) étudiée au gisement G3, malheureusement encore plus usée que les précédentes, mais pourtant fortement imprimée. Les détails des pattes ne sont pas du tout étudiables,

Source . MNHN, Paris

mais la piste présente, avec des proportions un peu plus grandes (enjambée 105-110, écartement 70, largeur maximale 90 mm), les mêmes caractéristiques : trace du ventre, ici très large, équidistance approximative des empreintes antérieures et postérieures (demi-enjambées).

Discussion.

Compte tenu du caractère décevant des empreintes, ces pistes apparaissent à certains égards, avec le genre *Diversipes*, comme les plus « primitives » de celles que nous ayons étudiées. La trace de traînée du ventre, l'extrême disjonction du couple et l'irrégularité des mesures en sont les principaux témoignages. Signalons la longueur et l'acuité des doigts. Les animaux qui ont laissé ces pistes se sont peut-être déplacés dans une faible épaisseur d'eau ; ceci rendrait compte de la mauvaise qualité des empreintes et de la longueur des traces de doigts. La longueur calculée du tronc, sur nos deux exemplaires, serait respectivement de 8 et de 10 cm environ.

ECHANTILLON n° 2 (v. pl. XI, 6)

Matériel. Sur la grande plaque VIII, portant les grosses traces du type *Cyrtopus*, et provenant du gisement G2, on relève de nombreuses petites traces de divers types, ne formant pas de pistes certaines, mais dont on peut quelquefois tenter l'interprétation. Celle-ci est une des moins mauvaises.

Description.

La piste (?), comportant quatre couples gauches certains et trois droits incertains, est hypothétique du fait de l'irrégularité des mesures et des positions respectives des pattes avant et arrière : les mains ont posé très à l'intérieur des pieds pour la demi-piste gauche, juste en avant pour la demi-piste droite. L'enjambée moyenne est de l'ordre de 100 mm, avec des écarts de 90 à 120, la largeur totale de la piste (au niveau des empreintes postérieures) est de 80 à 90 mm, l'écartement de 65 mm pour les traces postérieures, de 45 à 50 pour les antérieures. De l'irrégularité de position des empreintes de main résulte une grande incertitude sur l'envergure antérieure, qui varie de 65 à 90 mm, tandis que l'envergure postérieure est assez constante (80 à 85). L'étude des couples droits et gauches révèle pour la même raison de notables différences : les empreintes des pieds sont plus éloignées de celles des mains à gauche qu'à droite, et l'axe du couple, qui, à droite, est sensiblement parallèle à celui de la piste, forme à gauche avec lui un angle important (30 à 50°).

Les traces des mains ont une longueur égale à leur largeur (20 mm), et présentent quatre doigts moyennement longs et un peu émoussés. Les doigts I et IV sont à peu près égaux, plus courts que II et III (5 mm contre 8 à 10). Leur divergence totale est de l'ordre de 90°, irrégulièrement répartie. La paume est plutôt large et arrondie vers l'arrière (15 mm de large pour 10 de long environ).

Source : MNHN, Paris

Les pieds, longs d'environ 30 mm pour une largeur de 25, montrent très vraisemblablement cinq doigts, dont les deux extrêmes sont gros et courts, tandis que les trois médians sont plus minces et plus longs (8 à 10 mm, pour 3 de large à leur base). Les doigts extrêmes sont, en outre, très écartés, les médians plus serrés, sans qu'une mesure soit possible, l'angulation totale étant très forte. La plante est longue de 15 à 20 mm pour une largeur de 15 environ. L'angle que fait l'axe du pied avec celui du mouvement est légèrement négatif (pied tourné vers l'intérieur de l'ordre de 10 à 15°).

Main et pied sont respectivement paraxonique et mésaxonique, comme il est normal dans ce type de trace.

En raison de l'incertitude et de la variabilité des mesures, nous préférons ne pas commenter cette description, qui traduit d'ailleurs un dessin assez banal.

Echantillon n° 3

Description (fig. 18 et pl. IV, 1).

Fig. 18. — Couple de traces stégocéphaloïdes, échantillon n° 3 (× 3/5).

Un fragment isolé (G'), provenant du gisement G2, porte un couple de très belles empreintes et quelques traces de pelotes.

La patte antérieure montre quatre doigts profondément marqués et une paume bien délimitée, mais peu profonde. Le doigt latéral, le plus long et le plus écarté, étant présumé externe, les longueurs respectives des doigts I à IV sont : 5, 9,5, 11,5 et 10 mm. La longueur totale de la main est de 26 mm (dont 15 environ pour la paume), sa largeur totale, à l'extrémité des doigts, de 26,5 mm. L'angulation totale des doigts est de l'ordre de 100° (25 + 25 + 50 de l'intérieur à l'extérieur).

La patte postérieure, beaucoup plus mal imprimée, montre avec certitude quatre pelotes ultimodigitales ; la présence d'un cinquième orteil est possible, mais incertaine. La largeur est d'environ 30 mm, mais il faut tenir compte de la présence possible d'un doigt externe supplémentaire. Ni la région proximale des doigts, ni la plante du pied ne sont imprimées.

Source : MNHN, Paris

La distance entre la patte antérieure et la postérieure de ce couple est de 4 cm, de l'extrémité du doigt le plus antérieur de la main, à son homotype postérieur.

Discussion.

L'excellente qualité de l'empreinte de la main, qui comporte une paume assez allongée, montre l'influence importante de la qualité du sédiment sur l'interprétation d'une trace : avec une paume plus courte, c'est-à-dire moins marquée vers l'arrière, cette patte serait très proche de nos types stégocéphaloïdes primitifs. L'aspect serait en tous cas nettement différent. Notons, d'autre part, la forte hétéropodie (anatomique) en faveur du pied.

ECHANTILLON N° 4

Description (fig. 19 et pl. V, 1).

FIG. 19. — Trois grosses traces stégocéphaloïdes du gisement G3, échantillon n° 4. (× 1/7 env.).

Trois grosses empreintes en creux sur une dalle de schiste du gisement G3 constituent cet échantillon. Il n'est pas impossible qu'elles appartiennent à une même piste ; c'est là, toutefois une hypothèse fort aléatoire. Aussi, nous avons numéroté les trois empreintes séparément. Nous n'avons pu utiliser pour l'étude suivante que deux photographies assez médiocres.

Ces trois empreintes ont en commun les caractères suivants : largeur à peu près égale à la longueur, quatre gros doigts courts, paume large et assez

Source : MNHN, Paris

courte, angulation totale de l'ordre de 100°. Voici un tableau des mesures prises sur ces trois empreintes :

	1	2	3
Largeur totale	100 mm	90 mm	120 mm
Longueur totale	80 —	100 —	105 —
Largeur des doigts	14/21 —	14/17 —	11/25 —
Longueur des doigts I	11 —	10 ? —	25 à 35 mm
II	20 —	30 —	
III	27 —	30 —	
IV	27 —	?	
Angulation totale	110°	?	95°
Angulation de détail (approximative)	10/45/55°	10/20/?	35/30/30°

Les trois empreintes doivent être rapportées très certainement à la même espèce. Mais l'hypothèse d'un fragment de piste est trop aléatoire pour qu'on puisse tenter de définir une largeur de piste et une enjambée. La distance de centre à centre de 1 à 2 est de 38 cm. Entre l'extrémité des doigts de 3, considéré comme pied, et l'arrière de la paume de 2, considéré comme main, il y a 18 cm.

Discussion.

L'aspect stégocéphaloïde et la grande taille de ces empreintes nous suggère un gros Amphibien à extrémités primitives et à marche assez plantigrade. Si 2 et 3 constituent un couple, il est très disjoint et les extrémités sont en forte abduction ; en tout cas, il n'y a pas deux empreintes rapprochées : cette disjonction du couple, indiquant une allure lente, confirme notre hypothèse.

Echantillon n° 5

Description (pl. IV, 2).

Une trace de patte isolée, en creux sur le schiste, a été recueillie par M. Garric, du C.E.A., dans l'Autunien (sans indication de localité). M. Lenoble, chef de service des Recherches et Exploitations minières du C.E.A., a bien voulu en faire don au Muséum. Nous les remercions l'un et l'autre.

La paume et quatre doigts sont bien marqués. La longueur totale est de 90 mm, dont un peu plus de 50 mm pour la paume (ou plante). La largeur totale est de 75 à 80 mm, la longueur de la paume, 60 mm à la base des doigts.

Nous pouvons supposer qu'il s'agit d'une patte gauche : le doigt de droite, très court et en forte abduction par rapport aux autres, est probablement le pouce. Dans ce cas, on a les mesures suivantes pour les longueurs des doigts, de I à IV : 10, 25, 40 et 38 (?) mm ; l'angulation totale est de l'ordre de 90°, dont 50° entre les doigts I et II, les doigts II, III et IV formant des angles très faibles (de 20° au maximum).

La région la plus profondément enfoncée dans le sédiment (environ 10 mm) correspond à la partie antérieure de la paume et à la base des doigts.

Source : MNHN, Paris

Discussion.

Il est intéressant de signaler cette empreinte (bien que l'on ne puisse en tirer que peu d'enseignements) en raison de son origine stratigraphique : c'est la seule trouvée dans l'Autunien. Mais beaucoup proviennent de la zone limite entre faciès autunien (noir) et faciès saxonien (rouge), c'est-à-dire de ce que l'on peut supposer comme du Saxonien tout à fait inférieur, si le changement de faciès correspond à la limite Autunien-Saxonien.

Source : MNHN, Paris

II. — GROUPE LACERTOÏDE

Le type stégocéphaloïde, ci-dessus défini, correspondait en principe à un état initial, considéré comme « primitif », duquel les formes les plus différenciées tendaient á s'écarter peu à peu, á mesure de l'évolution ou d'une meilleure adaptation á la locomotion terrestre. Le type lacertoïde, dont nous abordons l'étude, doit au contraire être compris comme un aboutissement, une spécialisation propre à certains groupes. Ce mode de démarche est encore, au Permien, beaucoup moins répandu que le précédent : nous n'aurons que relativement peu de formes à décrire (encore les premières d'entre elles ne traduiront-elles qu'une tendance vers le type : tous les intermédiaires ont dû exister entre la marche « stégocéphalienne » et la marche « lacertilienne »).

Dans une piste lacertoïde, la forme de l'autopode est dissymétrique. Les doigts sont longs, grêles et divergents, augmentant du premier au quatrième, qui subit l'allongement maximum. Ils sont aussi normalement courbés vers l'extérieur. Les rayons extrêmes, I et V (l'autopode demeure typiquement pentadactyle), sont souvent trés écartés, surtout l'externe, jusqu'à former parfois entre eux un angle plat.

Le pied, plus spécialisé en ce sens que la main (membre postérieur pulseur) est en principe plus grand, plus éloigné de l'axe du mouvement et plus orienté vers l'extérieur (tout ceci d'autant plus que la spécialisation lacertoïde est plus poussée). La plante (ou la paume) perd de son importance au profit des doigts, mais peut encore être imprimée.

La piste est large par rapport á l'enjambée (de même ordre que dans les stégocéphaloïdes ?) mais notre matériel ne nous permet guére de préciser cette indication (1). Le couple est en principe serré, l'empreinte postérieure recouvrant même souvent en partie l'antérieure (sous réserve de la différence d'écartement par rapport à l'axe). La trace de la queue et même celle du ventre (2) peut être imprimée, mais ce n'est pas le cas général.

Des pistes lacertoïdes sont connues au Carbonifére (ex. : *Dromopus* Branson, *Notalacerta* Butts), au Permien (ex. *Eumekichnium* Nopcsa), au Trias (ex. *Rhynchosauroides* Beasley, *Akropus* Lilienstern), puis elles perdent leur importance au profit du type dinosauroïde dominant. De nos jours, les Lézards laissent encore de telles traces. Géologiquement, on peut leur supposer pour auteurs, d'aprés les formes connues du squelette du pied, divers groupes de Reptiles, comme les Protorosauriens et les Rhynchocéphales, voire trés vraisemblablement de petits Amphibiens légers comme les Microsauriens.

---

(1) Par exemple 70 à 80 % chez *Hamalopus* ou *Akropus* du Trias de Thuringe, d'après les figures de LILIENSTERN.

(2) Ex. *Rhynchocephalichnus* von Huene, du Verrucano de Toscane.

Source : MNHN, Paris

1. GENRE *AUXIPES* N. G.

Matériel. Cinq plaques, dont quatre F1, (F', Fb et Fc) proviennent du gisement G4 ; les deux autres (G' et N), de G2. Nous définirons deux types spécifiques, appartenant au même genre *Auxipes* : *A. major*, le génotype, est représenté par F', Fb et Fc (l'ichnotype) ; *A. minor*, par F, G' et N (l'ichnotype).

Auxipes major n. sp.

Description du type (fig. 20 et pl. VI, 6).

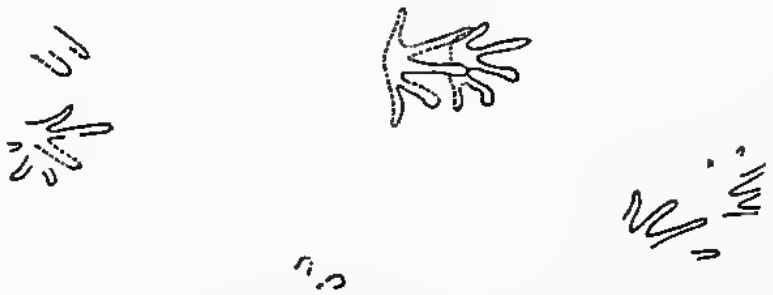


Fig. 20. — *Auxipes major*, type (× 1/3).

C'est la piste (4 couples, 2 dr. et 2 g., dont deux incomplets) d'un animal d'assez grande taille. Aux mains et aux pieds, également pentadactyles, les doigts sont seuls imprimés, avec une pelote terminale bien marquée. L'enjambée est de 160 m*m*, la largeur totale de 116 mm si l'on y comprend un cinquième orteil externe peu marqué (100 mm dans le cas contraire). L'écartement des empreintes postérieures, d'axe à axe, est d'environ 80 mm, celui des empreintes antérieures, très légèrement inférieur (vers 75 mm).

Les mains (1) montrent cinq doigts terminés en pelotes. L'axe, supposé passer au voisinage du doigt IV (main ectaxonique), est dirigé sensiblement dans le sens de la marche. La longueur de l'empreinte, plutôt évaluée que mesurée, par suite de l'absence d'une paume imprimée (v. autres échantillons), est de 30 à 35 mm, la largeur totale, entre les pointes des doigts extrêmes, de 37 mm. Les doigts 1 à IV croissent régulièrement, dans l'ordre : 10, 15, 20 et 23 mm, le doigt V étant de nouveau plus court : 12 mm.

(1) Pour l'une et l'autre extrémité, les mesures ont été prises sur le meilleur couple : le 3.

Source : MNHN, Paris

La divergence est forte : 115° environ, répartie assez régulièrement (de l'intérieur vers l'extérieur : 40°, 20°, 25°, 30°). Le doigt externe n'est pas toujours marqué. La distance entre deux points correspondants d'empreintes antérieures droite et gauche (envergure antérieure) est de l'ordre de 110 mm.

Le pied, plus grand et à peine plus écarté de l'axe général que la main, montre des caractères très comparables. Son empreinte, pour chaque couple, atteint à peu près celle de la main ; l'extrémité des orteils se trouve à peu de distance en arrière de la base des doigts, ou même l'atteint. Le cinquième orteil (externe), qui paraît en forte abduction, n'est imprimé qu'une fois, et seulement par sa pelote terminale. Comme à la main, le quatrième rayon est sensiblement dirigé dans le sens du mouvement et le pied peut être considéré comme ectaxonique. La longueur de l'empreinte, si l'on suppose une paume courte (v. *infra*), pouvait être de 35 mm ; sa largeur extrême est de 42 mm. Les orteils, un peu élargis en pelotes comme les doigts, croissent comme eux du premier au quatrième, le cinquième étant sans doute plus court ; soit, dans l'ordre : 13, 19, 25, 28 et 12 mm (ce dernier chiffre estimé, puisque la base du doigt n'est pas figurée). Leur divergence est considérable (160°), surtout par suite de la forte abduction du minimus ; nous avons mesuré entre les doigts voisins, de l'intérieur à l'extérieur : 50°, 30°, 25°, 55°. L'empreinte du pied n'étant pas beaucoup plus éloignée du plan sagittal que celle de la main, l'envergure postérieure est voisine de la mesure antérieure correspondante : 115 mm environ.

Autres échantillons.

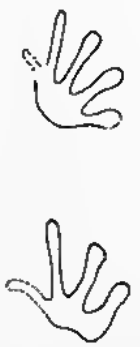


Fig. 21. — Aff. *Auxipes major* (Fb) (× 2/5 env.).

Au type ainsi défini peuvent être rapportées au moins comme affines, deux autres traces, l'une (Fb) comportant deux empreintes, l'autre (F'), une seule, toutes deux provenant du même gisement.

La première (fig. 21 et pl. VI, 3) montre deux grandes pattes semblablement orientées, mais ne formant sans doute pas un couple, puisque distantes de 65 mm. L'antérieure (peut-être anatomiquement postérieure) a cinq doigts, dont l'externe assez incertain. Ils mesurent, dans l'ordre : 11, 16, 20, 22 et

Source : MNHN, Paris

9 (?) mm, pour une largeur unitaire de 3 mm (4 au niveau de la pelote terminale) ; les écartements angulaires successifs entre doigts voisins s'établissent à 30°, 25°, 25° et 40°, soit au total, 120°. Une courte paume arrondie est marquée : la longueur totale de l'empreinte, ainsi mesurable, est de 35 mm, égale à la largeur. L'empreinte postérieure (anatomiquement antérieure ?) ne montre avec vraisemblance que quatre doigts, dont trois mesurables (de l'intérieur à l'extérieur : 14, 20, 24 mm), avec une divergence totale de 90°, par 20°, 20°, et 50° (?). Ici aussi, la paume, courte, est indiquée, permettant les mesures, égales aux précédentes (35 sur 35 mm). Si les deux empreintes appartiennent bien à la même piste, on peut inférer que celle présumée antérieure est un peu plus proche de l'axe, et un peu moins tournée vers l'intérieur, que la postérieure. Résultats, dans l'ensemble, on le voit, très comparables à ceux des empreintes types.

Enfin, la patte isolée (F'), déjà figurée, mais non étudiée, dans HEYLER et DOUBINGER (1959) présente les mêmes caractéristiques que la patte antérieure du type, avec toutefois des proportions sensiblement moindres : longueur des doigts : 8, 13, 16, 17 et 10 mm, divergence 95° par 30°, 15°, 25°, 25°. Les doigts III et IV montrent peut-être une division en quatre phalanges. La paume n'est pas imprimée.

Auxipes minor n. sp.

DESCRIPTION DU TYPE (fig. 22 et pl. VI, 8).

FIG. 22. — *Auxipes minor*, type (× 3/7 env.).

Il est représenté sur la plaque N par trois couples, deux gauches et un droit. On insistera surtout sur les différences avec l'espèce précédente.

Les proportions générales sont un peu plus faibles : enjambée, 120 mm ; largeur maximale, 80 mm (un doigt externe n'est nulle part marqué) ; écartement entre les pieds, 65 mm ; entre les mains, 45 mm ; distance entre

Source : MNHN, Paris

deux pattes postérieures contralatérales, 85 mm ; entre deux pattes antérieures, 70-75 mm. Généralement seuls les doigts sont imprimés, surtout les pelotes. La main, sur la meilleure empreinte, paraît bien ne présenter que quatre rayons, larges d'environ 2 mm, un peu plus à leur extrémité, de longueur respective 7, 10, 12, 10 mm, d'écartement important (115° par 25°, 45°, 40°). Sur l'une des empreintes, la paume vaguement imprimée mesure 12 mm de large à la base des doigts pour environ 10 mm de long. Ceci donnerait une longueur totale de 20 mm pour la main entière. Celle-ci est plus tournée vers l'intérieur que dans le type précédent : 30 ou 40° pour un axe passant entre III et IV.

Le pied ne comporte aussi que la marque de quatre rayons. La pointe des orteils atteint presque la limite postérieure de la paume. L'extrémité des orteils est seule bien marquée ; mais, leur disposition permet ici de supposer, par analogie avec la forme précédente, l'existence d'un cinquième rayon, externe. Leur longueur, peu mesurable (8 ?, 11 ?, 15 ?, 14 ?) augmente beaucoup de I à III, le quatrième étant ici subégal au troisième. La divergence entre les doigts I et IV est de l'ordre de 75° (par 15°, 30° et 30°). L'empreinte postérieure est toujours un peu écartée de l'antérieure. Elle paraît aussi beaucoup plus éloignée de l'axe de la marche.

Une trace de queue rectiligne continue, large de 2 à 3 mm, est observable sur les trois quarts antérieurs de la piste.

Cette forme semble donc différer de la précédente par les dimensions moindres, la tétradactylie vraisemblable de l'extrémité antérieure, avec plus forte divergence interdigitale et plus forte convergence axiale, l'éloignement des pieds de la ligne médiane : ce qui nous a paru suffisant pour la distinguer.

Autres échantillons.

Les plaques F (pl. VI, 7) (5 empreintes, dont 2 couples) et G′ (1 couple, dont le pied est mal marqué) apportent quelques renseignements ou présomptions supplémentaires. F montre une patte antérieure à quatre doigts de 9, 9, 12 et 10 mm, dont la divergence totale est 120° (mais un cinquième doigt, externe, n'est pas absolument exclu), une patte postérieure à cinq doigts de 10, 15, 17, 17 (?) et 10 mm, moins divergente que celle du type (à peu près 100°). G′, (qui ne montre pas distinctement de pelotes) comporte l'empreinte de la paume, arrondie et un peu allongée vers l'arrière : longueur totale 26 mm, sensiblement égale à la largeur. Elle ne ressemble donc pas à celle de la main Fb, la seule autre connue que nous rapportions à ce « genre » : mais, chez des animaux à démarche semi-digitigrade, la limite postérieure de l'empreinte peut varier beaucoup avec les conditions du sédiment.

Discussion.

Nous avons classé *Auxipes* dans les traces lacertoïdes, en raison surtout de l'allongement notable du quatrième rayon. Mais il est évident que ce type n'est ici qu'ébauché et non pleinement réalisé. On pourrait parler, en ce sens,

Source : MNHN, Paris

de traces « prélacertoïdes ». L'autopode qu'elles indiquent est encore très proche du modèle stégocéphalien, surtout si l'on tient compte que, chez beaucoup de Stégocéphales « évolués » à cet égard (ex. : *Branchiosaurus*, v. Heyler, 1957, fig. 22A) et dans certaines traces par ailleurs typiquement stégocéphaloïdes (ex. : *Limnopus*, fig. 45), la prédominance du quatrième doigt est déjà très sensible. La présence de pelotes à l'extrémité des doigts traduit d'ailleurs plutôt un Amphibien qu'un Reptile.

Nous sommes donc amenés à admettre que la tendance à l'autopode « lacertilien » — qui est un des modes d'adaptation à une marche plus rapide — s'est manifestée chez des Amphibiens avant de s'exprimer pleinement chez les Reptiles, ce dont témoignent d'autre part certains fossiles comme *Microsaurus*. Rappelons que *Sauravus* du Permien d'Autun a été rapproché des Microsauriens (voir fig. 38).

2. TRACES LACERTOÏDES NON NOMMÉES

Echantillon n° 1 (fig. 23 A et pl. VI, 2)

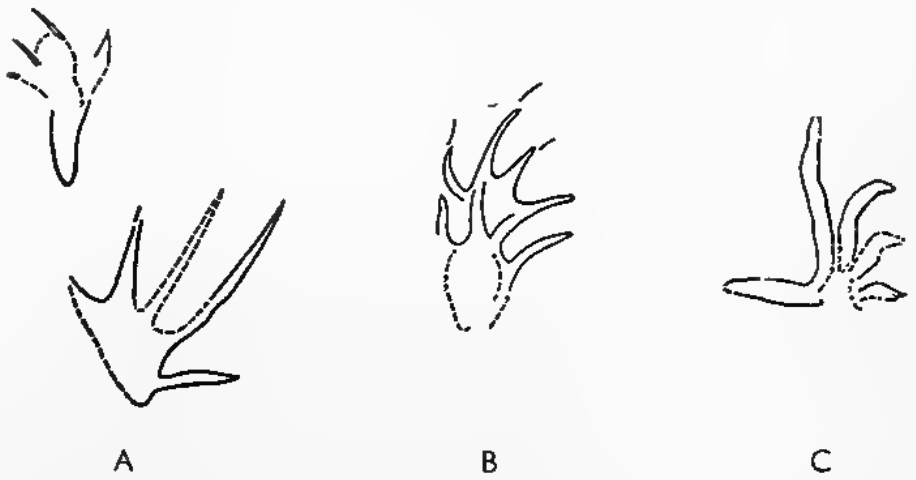


Fig. 23. — Traces lacertoïdes non nommées.
A : échantillon n° 1 ; B : échantillon n° 2 ; C : échantillon n° 4 (d'après F. Ellenberger) (toutes × 2/3 env.).

Matériel. Sur une dalle provenant du gisement G1 qui porte les sous-empreintes de deuxième ordre d'*Opisthopus ellenbergeri* (v. *infra*) (près de la sous-trace numérotée 1''), se trouvent deux empreintes franchement lacertoïdes, formant vraisemblablement un couple droit.

La trace de la main (longueur 37 mm) est moins typique à cet égard que celle du pied. Elle porte trois doigts (peut-être quatre) et une paume de forme assez curieuse.

Source : MNHN, Paris

Les doigts fins, arqués et pointus, correspondant probablement aux rayons I, II, III, IV, ont une longueur mesurable respective de ?, 6, 6 et 17 mm de l'interne à l'externe (cette prédominance du doigt externe est aussi marquée en largeur et enfoncement). La paume paraît se composer de deux parties. L'antérieure, assez large (15 mm sur 15 de long) et profonde, simulerait une paume stégocéphaloïde, mais se trouve prolongée par une partie postérieure en talon étroit (5 mm sur 13 de long), légèrement arqué vers l'extérieur.

L'empreinte du pied, beaucoup plus longue (48 mm) que celle de la main, montre, à l'inverse de celle-ci, une prédominance des doigts sur la plante.

Cinq rayons très divergents (angulation totale 130°) sont bien imprimés, à l'exception du troisième, masqué à sa base par un accident du schiste. Ils mesurent respectivement de I à V : 7, 19, 25 (?), 37 et 15 mm, les doigts extrêmes étant plus écartés que les trois médians (les angles interdigitaux successifs valent approximativement 50°, 15°, 15°, 50°). Ces doigts sont fins et pointus, les troisième et quatrième nettement courbés vers l'intérieur. La plante est large (plus de 15 mm) et courte (10 mm ?), et sa limite postérieure, oblique, est rectiligne.

Quelque direction vraisemblable que l'on donne à l'axe du mouvement, le pied est sensiblement plus éloigné de cet axe que la main, et plus tourné vers l'extérieur : son axe, défini par le quatrième rayon, fait avec celui de la main, défini de même, un angle voisin de 40°.

La longueur totale du couple, de l'angle postéro-externe de la plante à l'extrémité du doigt le plus long de la main, est de 75 mm ; le couple est donc très serré par rapport aux dimensions absolues des extrémités, mais, étant donné la divergence de leurs axes, il n'y a pas de chevauchement.

Autres échantillons.

N° 2 (fig. 23 B et pl. VI, 4).

Sur une petite plaque isolée (O3), provenant du gisement G2, est imprimé un couple très serré d'empreintes lacertoïdes : l'empreinte du pied, à peu près égale à celle de la main, la chevauche de telle manière que la trace des orteils médians recouvre l'emplacement de la paume et se trouve prolongée par celle des doigts.

La main semble comporter quatre doigts longs, divergents (angulation totale de l'ordre de 90°), courbes et effilés, prolongés par des griffes ou des griffures. Les longueurs de ces doigts, de l'interne à l'externe, mesurent 10, 10 (+ griffe), 14 (+ griffe), et 10 (+ griffe?) mm. Les angles interdigitaux sont assez également répartis, les deux rayons extrêmes étant un peu plus écartés. Tous les doigts sont plus ou moins recourbés, surtout l'externe. La trace de la paume est mal délimitée et recouverte par celle des orteils.

Le pied, un peu plus grand, ne montre que quatre doigts. La plante, probablement assez grande, est masquée par un accident du schiste. La longueur des orteils n'est mesurable que sur le plus interne (13 mm) et le plus externe (10 mm), les deux médians, sans doute longs, sont prolongés respectivement par les traces des doigts II et IV.

Source : MNHN, Paris

En raison de ce chevauchement, on présume que le pied ne pouvait pas être beaucoup plus écarté de l'axe que la main.

N° 3 (pl. VI, 1).

Une autre plaque (K1), collectée par M. KRUSEMAN à la carrière G4, porte plusieurs traces, plus petites que les précédentes, mais de type voisin. Leurs mauvaises conditions de conservation et le fait que trois empreintes se recouvrent partiellement, rendent l'interprétation difficile. Sur la meilleure, la plus grande, le doigt externe, en forte abduction, semble s'être imprimé deux fois. Les deux autres traces, plus petites, situées plus en arrière, forment peut-être un couple d'une autre piste. Enfin, une dernière empreinte, mauvaise, mais de taille et de direction comparable à la première, indiquerait avec celle-ci un ordre de grandeur possible pour une enjambée : un peu plus de 50 mm.

N° 4 (fig. 23 C et pl. VI, 5).

Signalons enfin que, dans sa note de 1959, F. ELLENBERGER a figuré (fig. H), en provenance du gisement G1, une empreinte pentadactyle, avec forte prédominance du IV et forte abduction du V. Il compare judicieusement cette empreinte à *Dromopus* Branson, du Carbonifère inférieur de Hanton (Virginie). Les mesures prises sur cette figure donnent, pour la longueur totale : 36 mm, pour les longueurs des rayons I à V : 9, 12, 18, 30 et 18 mm. Le doigt IV est presque perpendiculaire à la ligne que forment les doigts I et V, ici dans le prolongement l'un et l'autre.

Discussion.

Nous n'avons pu établir sur ce pauvre matériel les éléments (enjambée, écartement, envergure...) indispensables à notre avis pour caractériser une piste. Mais, pour incomplets qu'ils soient, ces échantillons suffisent à prouver que le type lacertoïde existe, et même déjà diversifié, dans le Permien de Lodève. Nous espérons que des recherches ultérieures nous fourniront à cet égard de meilleurs renseignements.

Nous estimons que ces traces dénotent cette fois plutôt de petits Reptiles, comme des Protorosauriens, que des Amphibiens. Les restes d'*Aphelosaurus* (fig. 37), seul Reptile trouvé dans ces couches, sont en tous cas une garantie que de telles formes ont pu y exister.

Source : MNHN, Paris

III. — GROUPE THÉROMORPHOÏDE

Nous empruntons encore à Nopcsa ce terme commode, quoique mal défini. Les membres des Théromorphes demeurent en effet relativement peu différents de ceux des Stégocéphales et des Reptiles les plus primitifs. Mais l'accroissement de la taille et la plus complète adaptation à la vie terrestre jouent conjointement en faveur du redressement des membres. Il en résulte un type d'autopode plus court, large et massif (qui devra s'alléger ensuite pour donner les diverses variantes du pied mammalien). Il s'agit donc d'un état intermédiaire entre l'état « primitif » (membre transversal) et l'état mammalien évolué (membre vertical), et plus près du premier que du second.

Nous qualifions ici de « théromorphoïdes » de grandes traces arrondies, correspondant en principe à une main et à un pied encore assez sensiblement égaux, pentadactyles et mésaxoniques, plantigrades, telles enfin qu'on peut les imaginer pour des animaux lourds, plus ou moins dressés sur des membres « en piliers ». Elles se distingueraient des traces « dinosauroïdes » (qui proviennent de membres tout à fait redressés) par leurs caractères plus primitifs : plus grande largeur de l'autopode et de la piste, persistance d'une bomopodie relative et de la pentadactylie (alors que chez les Dinosaures, le pied, généralement demeuré mésaxonique, tend à prédominer largement sur la main — ce qui peut aller jusqu'à la bipédie — et à s'alléger par ses rayons latéraux).

Nopcsa donne comme exemple de trace théromorphoïde, *Chelichnus* Hickling, qu'il compare à la main d'*Eurycarpus*. Outre les Théromorphes (groupe d'ailleurs hétérogène), il semble que les Chéloniens puissent laisser des traces de ce type.

Deux formes seulement peuvent lui être rapportées dans le Permien de Lodève.

1. GENRE *CYCLOPUS* N. G.

Espèce unique

Cyclopus aequalis n. sp.

Matériel. Près d'une trentaine d'empreintes accumulées sur une dalle de schiste gréseux de 2 mètres carrés environ sont attribuées à ce genre.

Le gisement est situé dans les schistes saxoniens à 1 km environ de la sortie du village de Lunas, sur la route de Béziers, à droite, sous un petit pont de chemin de fer. Nous avons disposé, pour l'étude, des photos de

Source : MNHN, Paris

M. F. Ellenbergen et d'un moulage en plâtre, effectué par D. Heyler. M. Richir, mouleur au Muséum, en a tiré un contre-moulage, qui reproduit donc la dalle originale, sur laquelle les empreintes sont en creux, et qui constitue notre plastotype.

Description du type (fig. 24, pl. VII et pl. VIII, 4).

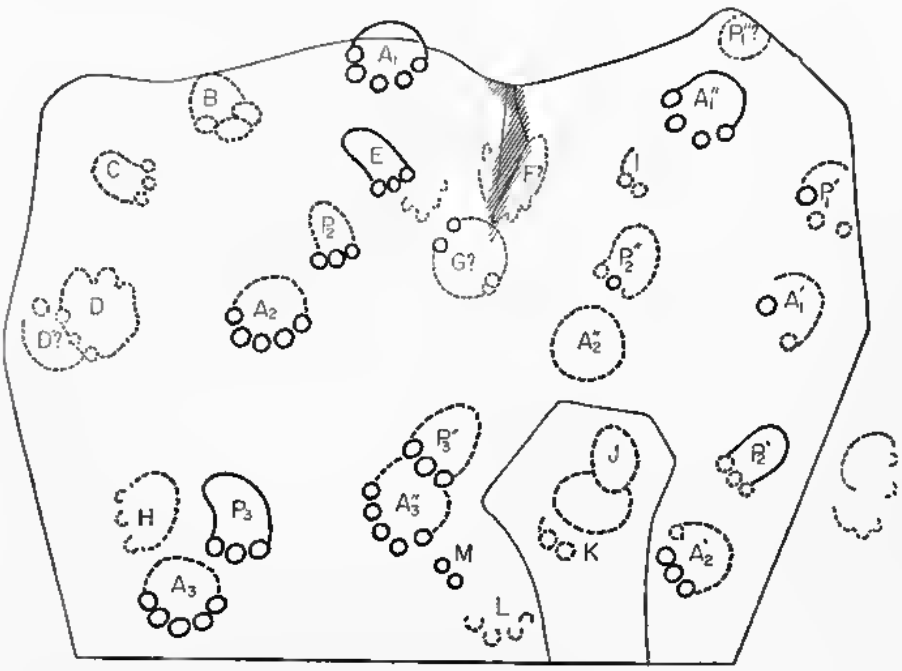


Fig. 24. — *Cyclopus aequalis*, type (× 1/15 env.).

Il s'agit de grosses empreintes pour la plupart alignées en quatre séries : 1° AI, P2, A2, P3 et A3 ; 2° F ?, G ? ; P''3 et A''3 ; 3° P''1, A''I, P''2, A''2 et L ; 4° P'I, A'1, P'2 et A'2. Les intervalles entre empreintes consécutives d'une même série étant relativement homogènes, on peut penser à première vue à quatre demi-pistes formant peut-être, deux à deux, deux pistes complètes. Mais, pour le premier groupe (I° + 2°), si la demi-piste droite est très satisfaisante quant aux distances, à la forme et à la position des cinq empreintes qui la composent, on ne peut en dire autant de la demi-piste gauche, dont deux empreintes sont dans une zone cassée et érodée, et dont les deux autres, d'ailleurs fort belles, montrent une disposition aberrante de la patte arrière, placée trop loin de l'axe supposée de la piste. La demi-piste droite nous a permis de mesurer l'enjambée et d'établir les caractéristiques des pattes antérieures et postérieures.

Les deux autres demi-pistes (3° + 4°) semblent un peu plus cohérentes,

Source : MNHN, Paris

mais les empreintes considérées isolément sont moins bonnes. L'hypothèse qu'il s'agit des deux rangées d'une même piste est plausible, et permet de définir une envergure diagonale et une largeur entre pattes droites et gauches.

De l'ensemble, nous avons tiré les résultats suivants :

— Les pattes antérieures ont généralement cinq doigts, courts, arrondis, aussi larges que longs et très enfoncés dans le sédiment, surtout le 4e. L'axe de la patte fait avec l'axe du mouvement un angle de 20 à 30°. La longueur de l'empreinte est de 12 à 13 cm pour une largeur de 15-16 cm. Le maximum de largeur se trouve au niveau des doigts I et V, diamétralement opposés sur cette trace qui forme un creux grossièrement circulaire. La paume s'étrécit vers l'arrière.

— Les pattes postérieures n'ont que trois doigts marqués en général, parfois peut-être un quatrième. Ils sont aussi larges, courts et profondément enfoncés. La plante est plus étroite et allongée que la paume, souvent courbe, convexe et fortement oblique vers l'axe de la piste ; l'empreinte est un peu plus profonde du côté interne. La longueur du pied est de 15 cm environ, 17, si on mesure du talon à l'orteil le plus interne. La largeur de la plante à la base des doigts est de 10 cm environ.

De la comparaison de ces empreintes, il ressort que la patte postérieure et la patte antérieure de l'animal appuyaient sur le sol par des surfaces à peu près égales; l'enfoncement dans la vase ayant été à peu près le même (15 à 20 mm), ceci suppose des pressions égales, donc des poids à peu près égaux des trains avant et arrière. L'empreinte du pied est parfois assez proche de celle de la main ; dans un cas très net elle la touche même ou la chevauche. Mais assez souvent, la patte postérieure est posée à quelque distance. La longueur du couple est donc assez variable (14 à 23 cm de centre à centre, 30 à 37 de longueur totale), ce qui dénote des variations dans l'allure.

Enfin on remarquera que, si l'enfoncement dans le sédiment est le même à l'avant qu'à l'arrière, il est surtout localisé à l'avant de la main, tandis qu'au pied le talon est aussi profondément marqué que les orteils : l'animal était un peu plus plantigrade que palmigrade.

L'enjambée est de 50 à 55 cm sur les deux pistes étudiées. Les écarts par rapport à la moyenne sont assez faibles, comme nous l'avons observé généralement sur les pistes des grosses formes.

Les envergures sont aussi très homogènes : 43 à 46 cm pour les pattes antérieures de la piste (1° + 2°), 44 pour celles de la piste (3° + 4°) ; 40-45 cm environ aussi, pour les pattes postérieures des deux pistes ; la largeur d'axe à axe est de 34 cm environ.

Discussion.

Ces empreintes présentent un intérêt tout particulier en raison de leur grande taille. L'animal qui en est l'auteur devait avoir quelque 60 cm de longueur de la ceinture pectorale à la pelvienne. D'autre part, le type de marche ne paraît pas stégocéphalien.

Bien que nous pensions qu'il est en général impossible d'attribuer une

Source : MNHN, Paris

trace donnée à un groupe zoologique donné, nous sommes amenés à évoquer l'existence de gros Reptiles inconnus dans le Saxonien français. On n'y connaît d'ailleurs pas davantage de très gros Stégocéphales. L'auteur de ces traces pourrait être un Reptile plus ou moins analogue à ceux du Saxonien d'Afrique du Sud, et appartenir à la lignée des Thérapsidés. Des empreintes de formes et de tailles comparables, provenant de la région de Neffiès, au sud de Clermont-l'Hérault, ont été décrites et figurées par DELAGE (1912, pl. III à IX). De toutes façons, l'ichnologie ne pourra sur ce point que stimuler les recherches dans les couches correspondantes.

AUTRES ÉCHANTILLONS.

N° 1 (pl. VIII, 3).

Une contre-empreinte naturelle (Lunas A) (donc en relief sur le schiste qui montre en outre de petits ripple marks) provient du même gisement que *Cyclopus giganteus*. Elle a été recueillie par deux jeunes gens de Lunas qui s'étaient intéressés à notre travail sur ce gisement.

L'empreinte, de forme allongée, mesure un peu plus de 11 cm de long sur 7 de large. Elle montre trois doigts assez courts (3 à 4 cm) par rapport à la paume, étroits (1 à 1,5 cm de largeur à leur base), courbes, pointus et peu divergents. La paume, également un peu arquée dans le même sens, mesure 7 cm de largeur à la base des doigts, pour 7,5 cm de long ; le talon est large et régulièrement arrondi.

Si l'on suppose la patte incurvée vers l'intérieur, il s'agit d'une patte droite (à gauche sur cette contre-empreinte naturelle). Les deux doigts internes (I et II), à droite sur le schiste, sont parallèles, tandis que le III forme avec le II un angle de 30° environ.

La forme générale et les dimensions de cette empreinte ne sont pas sans évoquer les pattes postérieures de la grande dalle du même gisement précédemment décrite. La seule différence nette réside dans la forme des doigts, pointus et non plus arrondis, ce qui peut s'expliquer par une différence de consistance du sédiment ou par l'hypothèse qu'il s'agit ici d'une sous-trace.

N° 2 (pl. VIII, 2).

Une autre empreinte (Lunas B) se trouvait tout près (1 à 2 mètres) de la série d'empreintes types, mais sur une surface légèrement supérieure. Son isolement ne permet guère d'en tirer des conclusions intéressantes.

Par sa taille et son allure, elle diffère nettement de *Cyclopus*. Elle est assez arrondie, comme les pattes antérieures de *Cyclopus*, mais beaucoup plus petite et trois doigts seulement, à peu près parallèles, sont bien marqués.

Nous l'avons étudiée sur un moulage en plâtre rapporté au Muséum. Elle mesure 7 cm de long sur 7 cm de large. Les doigts sont larges et courts, mais proportionnellement plus longs que ceux de *Cyclopus* : un peu plus de 2 cm de long pour plus de 1 cm de large à la base.

L'enfoncement dans le schiste est faible, surtout vers l'arrière de la paume (ou plante) : l'animal a une tendance digitigrade.

Cette empreinte est très proche de celle figurée par DELAGE sous le n° 19, planche VII.

Source : MNHN, Paris

2. GENRE *BRONTOPUS* N. G.

Espèce unique

Brontopus giganteus n. sp.

MATÉRIEL ET DESCRIPTION (pl. VIII, 1).

Le gisement G5, près d'Octon, a été signalé à D. HEYLER par un jeune préhistorien de Lodève, M. J.-B. ARNAL, et par un instituteur d'Octon, M. PRADES. Il s'agit de grosses traces presques rondes, de très grande dimension (de 20 à 35 cm de diamètre).

La taille de ces objets et leur mauvaise conservation pouvaient faire douter de leur authenticité. Mais plusieurs arguments nous ont amenés, après une critique serrée, à admettre qu'il s'agit certainement d'empreintes d'un Tétrapode de grande taille.

Les traces sont toutes en creux sur une surface fossile (portant d'autre part des ripple marks et diverses pistes d'Invertébrés et petits Tétrapodes). Mais le fort pendage de la surface actuelle du schiste a déjà favorisé leur destruction par l'érosion. D'autre part, divers témoignages permettent d'affirmer que plusieurs autres traces ont été détruites par des travaux de la route et du chemin, et par divers mauvais amateurs.

Tel que nous avons vu le gisement, il reste néanmoins encore plusieurs groupes d'empreintes dont deux forment des fragments de pistes très plausibles.

— Les traces sont alignées sur des files rectilignes pouvant être considérées comme demi-pistes droites ou gauches. En creusant dans l'alignement de deux de ces files, deux traces supplémentaires ont été trouvées ; malheureusement, le schiste, très gréseux et cassant, s'écaille en surface ; il semble que seule une érosion naturelle et lente puisse déliter correctement à la limite entre la surface fossile et la couche recouvrante.

— D'autre part, toutes les traces alignées, semblant former une demi-piste, sont dirigées dans le même sens : une partie arrière, arrondie normalement, un bord antérieur plus sinueux, probablement à cause des marques de doigts, et présentant en outre un très net bourrelet de vase. Celui-ci, toujours placé de la même façon, est l'argument le plus solide en faveur de notre interprétation. Un moulage en plâtre d'une de ces grosses traces, réalisé par un jeune homme d'Octon, M. LUGAGNE — qui nous en a fait don — montre très bien ce fort bourrelet, ainsi que de vagues empreintes de doigts.

Sur les moins mauvaises de ces traces on devine en effet, sur le bord qui présente le bourrelet de vase (c'est-à-dire le bord antérieur), des creux arrondis assez analogues aux empreintes des doigts dans le genre *Cyclopus* de Lunas.

Source . MNHN, Paris

Les diamètres de ces traces sont homogènes : les grandes (30-35 cm env.) représenteraient les pattes les plus fortes (postérieures ?) ; les petites (20 cm env.), les pattes les plus faibles (antérieures ?).

Enfin, les écarts entre les traces permettent d'évaluer, quoique de manière incertaine, enjambées et largeurs de pistes. L'enjambée serait de l'ordre de 1,20 m (deux mesures : 1,15 m et 1,30 m) et l'écart entre axes des demi-pistes de l'ordre de 80 ou 90 cm. Ces mesures forment, on le voit, un tout assez cohérent.

Discussion.

Dans notre étude, nous avons laissé volontairement de côté de nombreuses petites traces de mauvaise qualité. Mais nous avons tenu à signaler celles-ci en raison de leur grande taille. Si l'on ne peut pas dire grand'chose sur les détails de ces empreintes, on peut en tirer en revanche une conclusion importante : de grands Tétrapodes existaient dans le Midi de la France au Permien supérieur. L'ichnologie aura été la première à nous permettre de déceler leur présence. Peut-être trouvera-t-on un jour des restes de ces animaux : on peut avoir là de gros Thérapsidés comparables á certaines formes d'Afrique du Sud. Il ne s'agit pas en tout cas d'une patte d'allure dinosaurienne. La longueur approximative du tronc, d'après les éléments dont nous disposons, serait de 1,30 m. Cette taille et l'allure « éléphantine » du pied nous paraissent cadrer assez bien avec l'anatomie de *Pareiasaurus*, dont la Galerie de Paléontologie du Muséum posséde un moulage de squelette complet monté (1). S'il en est ainsi, ce serait la première indication de l'existence de ce groupe dans le Permien français (on connaît des Paréiasauridés en U.R.S.S. et en Écosse).

(1) D'après ce squelette, la partie reposant sur le sol s'inscrit, en gros, dans un cercle de 30 à 35 cm de diamètre pour la patte postérieure (doigt le plus long supérieur à 20 cm) et de 25 cm pour la patte antérieure (doigt le plus long : 15 cm environ).

Source : MNHN, Paris

IV. — **PISTES** *INCERTAE SEDIS*

Nous avons renoncé à classer les trois genres suivants et quelques traces non nommées, en raison surtout des caractères assez singuliers des empreintes qui n'entrent avec vraisemblance dans aucun des groupes définis par Nopcsa, et pour lesquels la paléoanatomie ne fournit pas d'éléments suffisants de comparaison. (En fait, le troisième genre n'est sans doute pas exactement une piste.)

Leur intérêt, technique et théorique, n'en est que plus grand, ce qui nous a incités, en tous cas pour le premier *(Opisthopus)*, à une étude assez détaillée, dans la mesure où le matériel le permettait. Toutes proportions gardées, les échantillons ci-dessous décrits rappellent (ce que l'étude, par exemple, des traces du Trias du Connecticut avait révélé à Hitchcock, puis à Lull) que la diversification des formes terrestres a été sans doute dès cette époque plus grande que la paléontologie ostéologique n'autorisait à le supposer.

1. GENRE *OPISTHOPUS* N. G.

Espèce unique

Opisthopus ellenbergeri n. sp.

Matériel. Une piste de six empreintes, trois de chaque côté d'une trace de queue, le tout en creux sur une dalle de schiste recueillie au gisement G1 par M. F. Ellenberger, qui en a aussi rapporté un moulage en plâtre et des photographies effectuées avant débitage. M. Ellenberger a, en outre, récolté la dalle venant immédiatement sous la précédente ; elle porte des « sous-empreintes », situées ainsi de 2 à 4 cm sous les empreintes (épaisseur de la dalle supérieure).

Tout le matériel a été rapporté au Muséum par nos soins, M. Ellenberger ayant eu l'amabilité de nous en confier l'étude. Les dalles ont été réassemblées sur lit de sable ; nous avons effectué ainsi nos mesures et des photographies de détail, en plus de nouvelles photos d'ensemble.

Description du type.

a) *Surface supérieure* (fig. 25 et pl. IX, 4).

La piste mesure environ 1 mètre de long ; l'axe est concrétisé par le sillon sinusoïdal bien marqué de la queue ; celui-ci a près de 2 mm de profondeur et 15 mm de largeur, régulièrement sur toute sa longueur. L'amplitude de la sinusoïde ne dépasse guère 5 cm, pour une période de 40 cm environ, égale à l'enjambée.

Source : MNHN, Paris

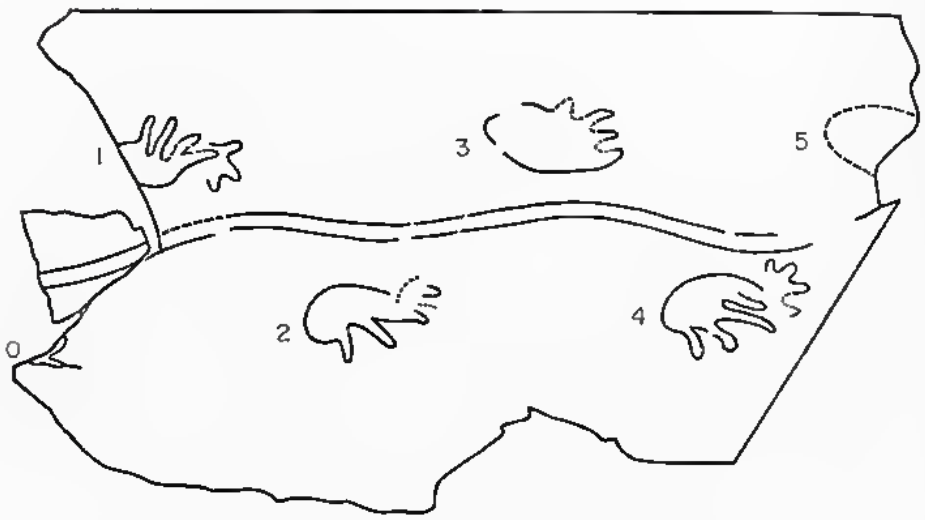


Fig. 25. — *Opisthopus ellenbergeri*, type (× 1/10 env.).
Ensemble de la piste en surface.

Sur les six empreintes, numérotées 1-3-5 à gauche et 0-2-4 à droite, trois seulement sont complètes ; mais les trois autres ont été utiles pour les mesures caractéristiques de la piste. Cet ensemble constitue le type de la forme *Opisthopus ellenbergeri*.

Chacune des six empreintes forme un gros creux ovale, irrégulier, de 15 à 18 cm de long sur 10 cm de large. Cet ovale peut se décomposer en deux zones : l'une, antérieure, correspond à l'empreinte de la main, l'autre, postérieure, à celle du pied, chevauchant un peu la premiére. Les contours, trés imprécis, rendent l'interprétation difficile.

L'étude détaillée des pattes a surtout été faite sur l'empreinte n° 4, la meilleure ; les empreintes n°s 1 et 2 ont permis d'ajouter ou de vérifier certains détails.

La main, petite, présente quatre doigts courts assez arrondis à l'extrémité, sans traces de griffes. Son axe semble à peu près parallèle à l'axe de la piste. La longueur et l'angulation des doigts ne sont pas mesurables. Sur l'empreinte n° 4, la main mesure environ 6 cm de long sur 8,5 de large. La paume ne peut guére être délimitée, puisque les orteils viennent la chevaucher. La main est généralement située au niveau du sommet de la sinusoïde de la queue, latéralement, à quelques centimètres seulement de celui-ci.

L'empreinte du pied, beaucoup plus grosse, montre au moins quatre doigts, mal délimités. Elle est trés curieuse par sa forme et par sa direction. Celle-ci forme un angle vers l'extérieur de prés de 60° avec l'axe du mouvement, donc aussi avec l'axe de la main. La forme et la disposition des doigts sont telles que les deux (ou trois ?) doigts internes, assez longs (60 à 70 mm) sont serrés les uns contre les autres, parallèlement à l'axe du mou-

Source : MNHN, Paris

vement, tandis que les deux externes, plus courts (de l'ordre de 30-35 mm et 40 mm pour autant qu'ils soient mesurables), divergent beaucoup par rapport aux précédents : le plus externe fait avec eux un angle de 60 à 90°. Leur largeur est de l'ordre de 1 cm. Enfin, la plante, très enfoncée dans le schiste, est ovale ; sa largeur est beaucoup plus grande que sa longueur. Les mesures du pied prises dans le sens de l'axe et de sa perpendiculaire, donnent 120 à 125 mm de long sur 110 à 115 mm de large.

L'enjambée, de 40 à 45 cm, est bien constante. Ses variations relatives sont plus faibles que pour la plupart de nos petites pistes. D'autre part, la largeur totale de la piste (25 à 30 cm) est faible pour une enjambée de 40 cm ; la largeur d'axe à axe pour les plantes est de 15 à 18 cm, les envergures antérieure et postérieure, de l'ordre de 25 cm. Le couple est serré (longueur totale 15-18 cm ; de centre à centre : 8 à 10 cm), les orteils chevauchant légèrement la paume.

b) *Sous-traces* (fig. 26 et pl. IX, 5).

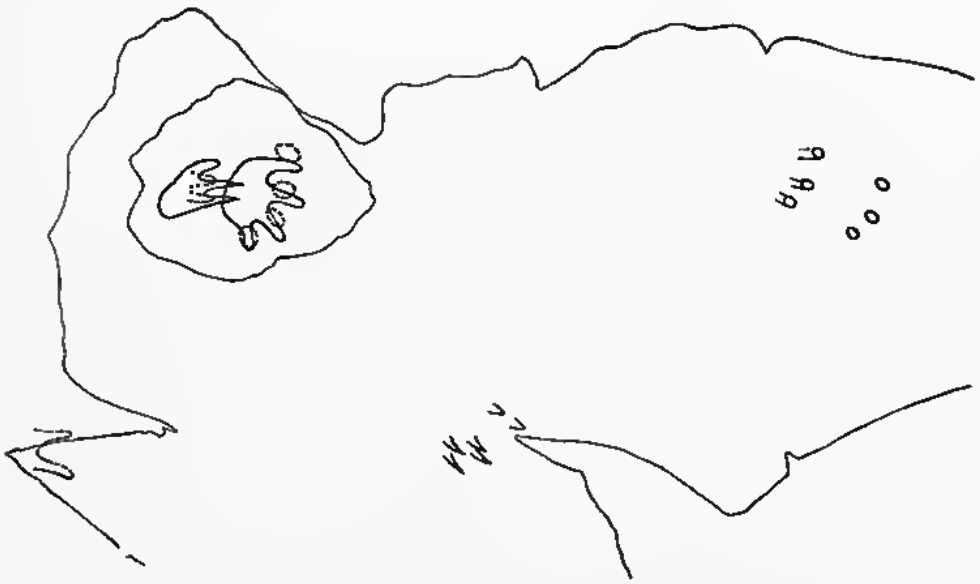


FIG. 26. — *Opisthopus ellenbergeri*, type (× 1/6 env.).
Ensemble des sous-traces correspondant aux traces 0, 1, 2, et 3.

Les dalles sur lesquelles se trouvent, en creux, les précédentes empreintes ont 2 à 4 cm d'épaisseur. Le dessous de ces dalles montre l'envers de certaines traces. Une fine pellicule de schiste sous-jacente, de 5 à 10 mm d'épaisseur, montre des « sous-empreintes », dont une seule a pu être observée : celle (1') de l'empreinte n° 1. Enfin, M. ELLENBERGER a rapporté la dalle qui venait au-dessous de cette pellicule, et dont la surface venait donc 3 à 5 cm

Source : MNHN, Paris

sous les empreintes ; elle montre portant encore des « sous-empreintes » de second ordre ; on a pu remonter cette dalle fragmentée (sur lit de sable) comme pour la dalle de surface, et étudier les sous-empreintes de second ordre nos 0'', 2'' et 3'', les deux autres n'ayant pu être recueillies sur le terrain. L'enjambée mesurée sur les sous-traces de 1'' à 3'', est très voisine de celle mesurée sur les traces correspondantes (43 cm).

Un problème s'est posé à nous : il fallait non seulement étudier les sous-traces pour elles-mêmes, mais aussi leurs rapports avec les empreintes de surface. Pour cela, nous avons procédé de la façon suivante : la dalle inférieure a été montée et recouverte de la dalle supérieure. Des photos ont été prises ensuite de chaque trace ; après chacune de ces photos, la dalle de surface était enlevée, l'appareil baissé de 2 à 5 cm selon l'épaisseur de la dalle supérieure, et une photo de la sous-trace était alors prise. Ainsi le cliché de la trace et celui de la sous-trace se superposent exactement et permettent d'étudier les rapports entre l'une et l'autre.

La surface de la dalle inférieure porte aussi de nombreuses petites empreintes indiquant nettement qu'il s'agit d'une surface fossile. Elle a même fourni la plus belle et la plus typique de nos traces de type « lacertoïde » (voir ci-dessus : traces lacertoïdes non nommées, échantillon n° 1).

α) Sous-empreinte de premier ordre (1') (fig. 28 et pl. IX, 2).

Elle est de loin la meilleure empreinte de l'ensemble de ce matériel. Les contours des doigts, de la paume et de la plante sont remarquablement nets. Tout se passe donc comme si l'animal avait marché sur une couche de boue fluide ayant coulé sur une surface d'argile beaucoup plus consistante. Les pattes ont enfoncé dans la boue de surface (trop molle pour conserver un contour net) et sont venues appuyer sur la surface inférieure, plastique, qui a conservé avec netteté les détails des contours.

Cette sous empreinte 1' permet donc à elle seule une connaissance des pattes de l'animal, sur bien des points plus précise que celle fournie par l'ensemble des empreintes de surface.

La main montre quatre doigts relativement longs et arrondis à leur extrémité : 15, 20/25, 25/30 et 30 mm de I à IV ; leur largeur est d'environ 1 cm. L'angulation totale est de l'ordre de 90°, répartie en 3 angles à peu près égaux. La paume est large (60 mm) et courte (20 à 25 mm), limitée à l'arrière par une courbe fortement concave. La main mesure en tout environ 50/55 mm de long sur 75 de large.

L'empreinte du pied est au contraire étroite et allongée : 60 mm de long dont environ 20 à 25 pour la plante. Cette dernière n'a que 25 à 30 mm de large à sa partie antérieure. Les doigts ne sont guère mesurables ; trois seulement sont marqués, tous trois allongés dans la direction de l'axe du pied. Leur longueur semble du même ordre que celle des plus longs doigts de la patte antérieure, mais les deux plus externes sont pointus, peut-être terminés par des griffes.

Les axes de ces pattes forment entre eux un angle marqué : de l'ordre

Source : MNHN, Paris

de 45°. L'axe de la patte avant est légèrement dirigé vers l'intérieur de la piste, celui du pied nettement vers l'extérieur. On retrouve donc, malgré la forme très différente des empreintes, une disposition assez semblable à celle observée en surface.

Il reste que la différence de forme entre les empreintes superficielle et profonde de la patte postérieure est difficile à interpréter. La figure 28A montre cette différence, qui réside à la fois dans la taille et dans la forme.

L'empreinte de surface est en effet beaucoup plus grande que sa sous-trace : cette différence considérable peut s'expliquer par la mollesse du sédiment de surface (une boue assez fluide donne une trace très agrandie par rapport à la patte). Mais la différence de forme est plus difficile à comprendre ; la plante est orientée différemment, il n'y a que trois doigts indiqués au lieu de quatre et l'orientation des doigts est différente : les doigts de la sous-trace sont beaucoup moins externes et moins écartés les uns des autres. Il n'est même pas possible de dire quel est le doigt qui n'a pas marqué en profondeur.

Fig. 27. — Superposition de la trace 0 et de sa sous-trace de deuxième ordre (0'').

Pour la patte antérieure, l'interprétation est plus aisée : la sous-trace est nette, ses contours précis et complets. L'empreinte de surface était moins nette, sans doute en raison de la fluidité du sédiment (un doigt et l'arrière de la paume n'étaient pas marqués). Mais la taille, la forme et l'orientation concordent assez bien ; quant au décalage des positions, il traduit un léger glissement d'avant en arrière au cours de l'enfoncement.

β) Sous-empreintes de 2e ordre.

La sous-empreinte de la trace 0 (fig. 27 et pl. IX, 1), incomplète comme elle, n'apporte guère de renseignements. Comme pour 1', le contour des doigts est beaucoup plus net que sur l'empreinte de surface : sur cette dernière, on a même l'impression que la vase s'est complètement refermée et qu'il ne reste qu'une strie marquant l'emplacement du doigt.

Les traces 1, 2 et 3 montrent, au niveau de la dalle inférieure, des « sous-empreintes » de deuxième ordre représentées à peu près uniquement par des creux ronds ou légèrement ovales, correspondant de toute évidence aux

Source : MNHN, Paris

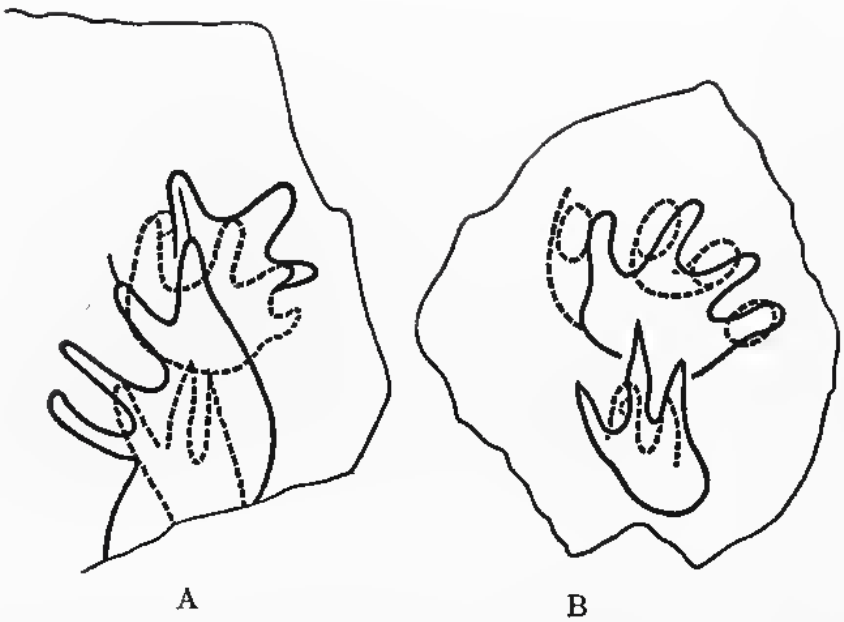


FIG. 28. — *Opisthopus ellenbergeri.*
A : superposition de la trace 1 et de sa sous-trace sur la face inférieure de la même plaque ; B : superposition de la sous-trace 1' et de sa sous-trace de deuxième ordre (1'').

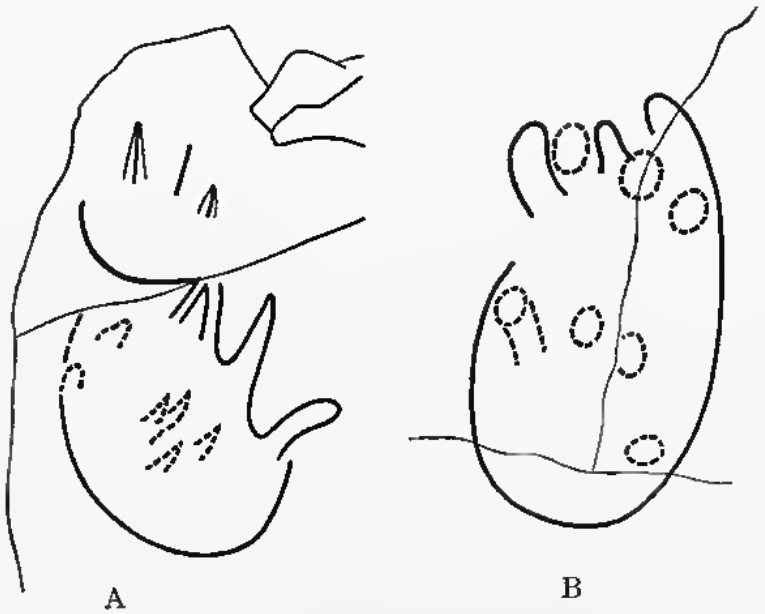


FIG. 29. — *Opisthopus ellenbergeri.*
A : superposition de la trace 2 et de sa sous-trace de deuxième ordre (2'') ; B : superposition de la trace 3 et de sa sous-trace de deuxième ordre (3'').

Source : MNHN, Paris

doigts — très probabelment à leur extrémité. Autrement dit, à ce niveau, l'enfoncement dans la vase a été trés faible, et seules les parties sur lesquelles s'exercent les plus fortes pressions (ici les bouts des doigts) ont marqué légérement.

Sur la sous-trace 1'' (fig. 28B et pl. IX, 3), on distingue nettement quatre creux correspondant aux quatre doigts de la patte antérieure, et une dépression en arc de cercle correspondant au doigt externe ; à la patte postérieure ne correspondent que deux traces de doigts (probablement les deux plus internes des trois qui ont marqué sur 1'). Entre les doigts des pattes 1' et les creux représentant les doigts de 1'', il y a un léger décalage vers la gauche.

La sous-empreinte 2'' (fig. 29A) est représentée par quelques pointes de doigts ; mais, cette fois, leur emplacement est beaucoup plus aberrant que pour la trace 1. Ce n'est plus un léger décalage ; les pointes de doigts se situent sous le milieu de la plante de l'empreinte superficielle. D'autre part, les pointes paraissent dédoublées.

Enfin, la sous-empreinte 3'' (fig. 29 B) montre une série de dépressions légèrement ovales, comme 1''. La correspondance entre empreinte et sous-empreinte est d'autant plus difficile á établir que la première est en très mauvais état de conservation. Trois doigts seulement ont marqué à la patte antérieure ; quatre à la patte postérieure. En gros, les extrémités des doigts ainsi marquées tombent bien sous la zone correspondant à l'empreinte de surface. Mais l'orientation de la patte postérieure de la sous-empreinte est aberrante : elle semble dirigée vers l'axe de la piste.

Discussion.

On ne peut certes s'étonner que les traces et sous-traces ne se correspondent pas de façon idéale. Il est déjà remarquable que ces quelques pas, ainsi que la trace de la queue, soient aussi réguliers.

Mais l'étude de cet ensemble doit conduire à une grande prudence. Les sous-traces, plus précises que les traces, ce qui semble étonnant au premier abord, nous ont apporté des éléments qu'il aurait été impossible de tirer des traces elles-mêmes.

Ces dernières pourraient faire croire à une nette prédominance du pied. Mais en profondeur, la main paraît grande et mieux marquée que le pied, ce qui signifie un poids élevé du train avant. Ceci, ainsi que la forme et la tétradactylie de la main, indiquerait un type stégocéphaloïde. En revanche, la forme du pied, le couple très serré, l'étroitesse de la piste (40% de l'enjambée) éloignent *Opisthopus* de ce type.

Ceci n'implique nullement que l'animal ayant laissé cette piste ne soit pas un Stégocéphale. La taille, 35 á 40 cm de longueur du tronc, était du même ordre que celle d'*Actinodon* de l'Autunien d'Autun, par exemple. Dans ce cas, l'étroitesse de la piste et la brièveté du couple, comparables d'ailleurs à celles de *Strictipes*, pourraient être en rapport avec la rapidité de la marche.

Source . MNHN, Paris

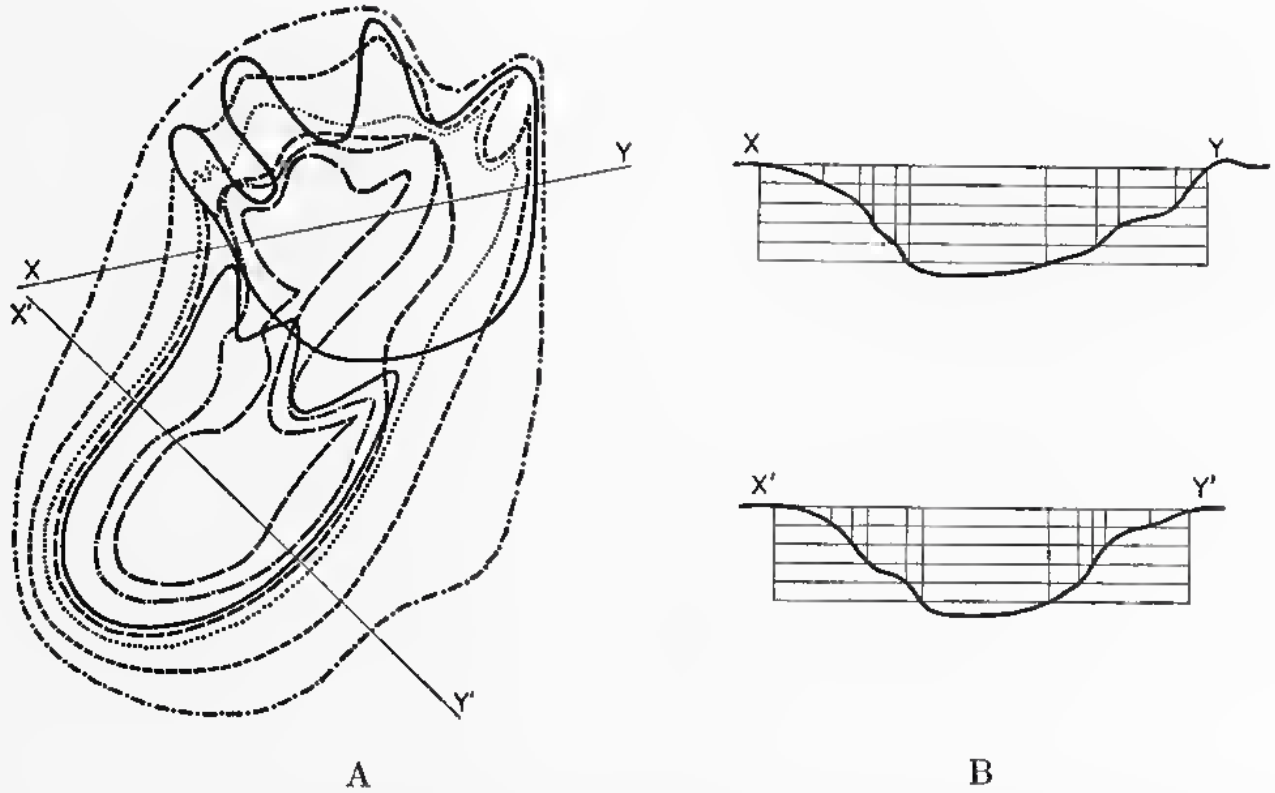


FIG. 30. — Aff. *Opisthopus ellenbergeri* (échantillon recueilli par M. ARNAL). (× 3/5 env.).
A : contour apparent de la trace (trait plein) et étude par courbes de niveau (traits tiretés et pointillés) ;
B : coupes suivant XY et X'Y' l'échelle des hauteurs est × 1,5 par rapport à celle des longueurs).

Source : MNHN, Paris

AUTRE ÉCHANTILLON (fig. 30 et pl. X, 2).

Nous plaçons ici l'étude d'une trace isolée trouvée au gisement G6 par M. ARNAL, de Lodève. Cette trace se rapproche beaucoup de la sous-trace 1' de la piste précédente.

Il s'agit de l'empreinte d'un couple fortement en creux sur une feuille de schiste assez mince dont l'envers montre l'envers de l'empreinte. Elle mesure 16 cm de long sur 10 de large et montre un bourrelet de vase de plus de 10 mm de largeur et de 2 mm d'épaisseur vers l'avant et la droite.

Une étude par courbes de niveau (avec un mélange d'eau et d'alcool) (1) a confirmé et précisé l'observation visuelle : ce creux global se décompose en une empreinte de patte antérieure et une de patte postérieure (fig. 30 A).

La main présente quatre doigts assez larges et courts à extrémités arron-

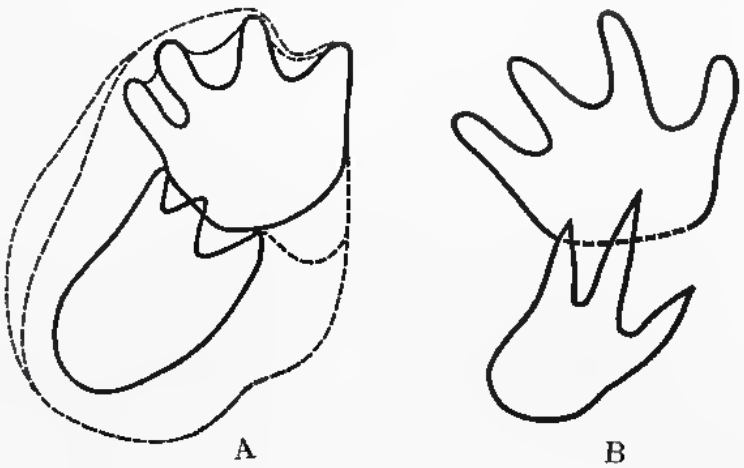


FIG. 31. — *Opisthopus ellenbergeri.*
Comparaison de l'échantillon affine (A) et de la sous-trace 1' du type, inversée (B)

dies ; pour une largeur de 10 à 15 mm, leur longueur totale est d'environ 30 mm, leur divergence totale de 100°, répartis comme suit (de l'intérieur vers l'extérieur) : 35°, 40° et 25°. Il semble y avoir une palmure, car une limite interdigitale apparaît en avant de la limite normale, cette dernière formant une échancrure beaucoup plus profonde entre les doitgs. La paume est large (75 mm à la base des doigts), mais sa longueur est douteuse ; elle semble courte à première vue mais s'allonge probablement en arrière par un talon étroit ; elle aurait alors 70 mm de long (la longueur totale de la main atteignant environ 10 cm). L'axe de la main, qui passe entre les doigts II et III, fait avec l'axe du pied un angle très marqué, de l'ordre de 60°. Cette disposition, ainsi que la place du bourrelet de vase nous ont conduits à faire de cette empreinte un couple droit.

(1) Ce mélange « moullle » mieux que l'eau pure et s'évapore plus vite.

Source : MNHN, Paris

Le pied est plus étroit que la main (45 mm de large pour 80 mm de long) et ne présente que trois doigts, plus courts, plus pointus et moins marqués qu'à l'avant, presque parallèles entre eux. La plante a 70 mm de long pour 45 mm de large.

Forme des pattes, taille et position relatives du pied et de la main, rappellent beaucoup ce que nous avons vu sur la sous-trace 1'. La figure 31, sur laquelle nous avons calqué le couple 1' (retourné) à côté du spécimen provenant de G6, montre bien cette ressemblance. Mais ici, le sédiment était plus mou que pour 1' et l'enfoncement a été plus important.

Le maximum de profondeur est localisé en deux zones (fig. 30B) : partie centrale de la plante (17 mm) et partie antérieure gauche de la paume (16 mm). Comme la surface portante de la main semble avoir été sensiblement plus grande que celle du pied, cela peut faire supposer un poids un peu supérieur du train antérieur. D'autre part, le fait que le pied vienne chevaucher l'empreinte de la main indique une marche de « type Triton » et non de « type Salamandre » : donc des pattes postérieures assez longues et une démarche relativement évoluée ou rapide.

2. GENRE *DISTOPUS* N. G.

Espèce unique

Distopus divergens n. sp.

Matériel. Deux couples d'empreintes ont été relevés à 77 cm l'une de l'autre au gisement G3. L'un a été dégagé sur place et rapporté au Muséum ; les deux ont été moulés en stratyl. La forme et la disposition de ces empreintes,

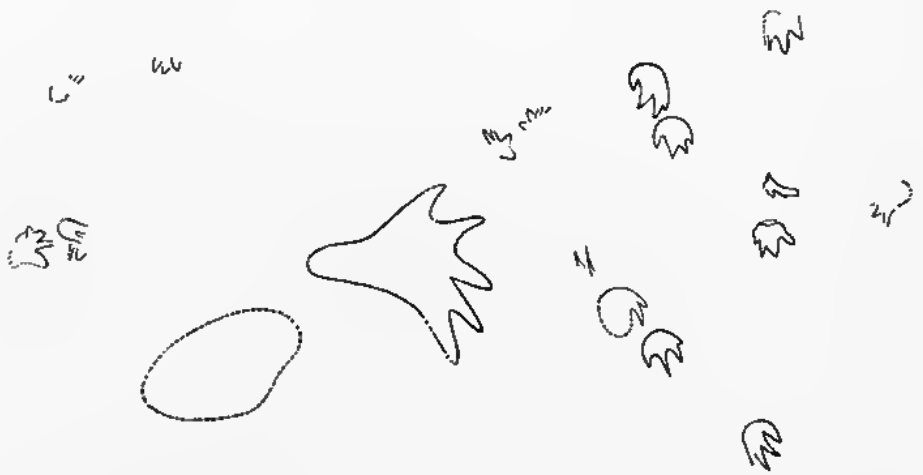


FIG. 32. — *Distopus divergens*, type (couple A) et traces stégocéphaloïdes *Follipes*, associées sur la même surface (× 1/5 env.).

Source : MNHN, Paris

en creux sur le schiste, permettent de les rapporter à une même demi-piste (probablement droite) formant le type (ichnotype + plastotype).

DESCRIPTION DU TYPE (fig. 32 et 33 et pl. X, 4 et 5).

Dans chacun des deux couples les contours de la patte antérieure sont nets, tandis que la patte postérieure est très mal délimitée. La distance de 77 cm a été mesurée entre les pointes des troisièmes doigts des pattes antérieures de chacun des couples ; elle constitue l'enjambée et il s'agit donc d'un animal de grande taille.

La longueur totale de la main (du couple A) est de 10 à 11 cm ; la paume, allongée à l'arrière en un étroit « talon », en constitue la plus grande partie avec environ 8 cm (pour environ 25 mm de longueur des doigts). La largeur de la main au niveau de l'extrémité des doigts est de 10 cm, tandis qu'elle n'est que de 6 à 7 cm á l'avant de la paume et de 2 cm á l'arrière de celle-ci (au niveau du petit « talon », qui mesure environ 3 cm de long).

Cette main montre cinq doigts bien marqués, courts et assez pointus, peut-être terminés par des griffes ; leur largeur à la base est d'environ 12 mm, et c'est lá que l'enfoncement dans la vase a été maximum (3 à 5 mm).

Ces cinq doigts divergent fortement en éventail, avec une disposition particulière en deux groupes, analogue à celle que présentent certains Sauriens actuels : les deux doigts internes sont orientés vers l'intérieur, c'est-à-dire vers l'axe du mouvement ; les trois autres, vers l'extérieur, suivant une direction moyenne presque perpendiculaire à la précédente. L'axe du mouvement est á peu prés parallèle á la bissectrice de l'angle droit ainsi considéré.

L'angulation totale (entre I et V) est de l'ordre de 120° ; les quatre angles interdigitaux, non concourants, mesurent respectivement, de l'intérieur à l'extérieur : 20-25°, 50°, 25°, 20°. Les longueurs des doigts vont en augmentant légèrement de l'interne (environ 20 mm) à l'externe (près de 30 mm).

FIG. 33. — *Distopus divergens*, type (couple B) (× 1/4 env).

Les dimensions obtenues sur la patte antérieure du couple B sont très voisines ; la disposition des doigts en deux groupes est la même. L'hypothèse qu'il s'agit de deux doigts internes, donc de pattes droites, est confirmée par la position des pattes arrière, ainsi plus éloignées de l'axe de la piste.

Les pattes postérieures sont inétudiables : elles forment un creux ovale, plus profond que la trace des pattes antérieures. Celle du couple B, la moins

Source : MNHN, Paris

mauvaise, aurait une longueur d'environ 10 cm et son axe (un peu incurvé semble-t-il) serait fortement incliné vers l'extérieur de la piste. La paume semble moins étroite à l'arrière que pour les pattes antérieures : elle aurait 4 à 5 cm de large sur toute sa longueur. Les doigts sont très peu marqués et paraissent aussi courts que sur les pattes antérieures.

Les longueurs approximatives des deux couples sont pour A : 23 cm, pour B : 18 cm (14 et 10 cm de centre à centre).

Discussion.

Cette piste présente un aspect particulier, à la fois par la forme de la main et par les dimensions relatives des divers éléments : on remarquera notamment que le « couple » est remarquablement court par rapport à l'enjambée et que les empreintes postérieures sont plus enfoncées que les antérieures. Le dessin est éloigné, en tous cas, du type stégocéphaloïde primitif. L'animal, dont le tronc mesurait près de 70 cm de long, pourrait être plutôt un Reptile à patte déjà curieusement spécialisée ; on trouve bien actuellement des Sauriens présentant cette disposition des doigts en deux groupes divergents, mais ce sont de petites formes arboricoles. La paléontologie ostéologique ne nous apporte aucun renseignement utile à l'interprétation.

3. GENRE *CYRTOPUS* N. G.

Espèce unique :

Cyrtopus dissimilis n. sp.

Matériel. Une grande plaque (V111) recueillie par D. Heyler en 1961 au gisement G2 (non loin du gîte de la plaque V11, recueillie l'année précédente) montre de nombreuses petites traces de formes variées, mais dont nous n'avons pu tirer aucune piste certaine (v. p. 158).

Sur cette plaque se trouvent en outre plusieurs grosses empreintes, très différentes des autres traces étudiées ici. Cinq d'entre elles sont dirigées dans le même sens, dont trois alignées (à gauche) ; à droite, un couple (2 et 2′) montre une patte assez semblable aux précédentes et une autre à côté, beaucoup plus petite. On pourrait formuler l'hypothèse d'une piste, 2 + 2′ formant alors un couple (encore que la patte 2′ soit placée anormalement par rapport à la patte 2). L'enjambée serait alors de l'ordre de 55 à 60 cm, pour un écart de plus de 50 cm d'axe à axe des pattes postérieures.

Nous admettons qu'il ne s'agit pas d'une piste à proprement parler, mais plutôt de « traces de nage » laissées par un animal progressant dans une

Source : MNHN, Paris

faible épaisseur d'eau. L'irrégularité des distances, le manque de netteté des contours et surtout la présence dans la même direction d'une sorte de traînée en « S » avec griffures à l'avant, nous font préférer cette hypothèse.

DESCRIPTION DU TYPE (fig. 34 et pl. XI, 6).

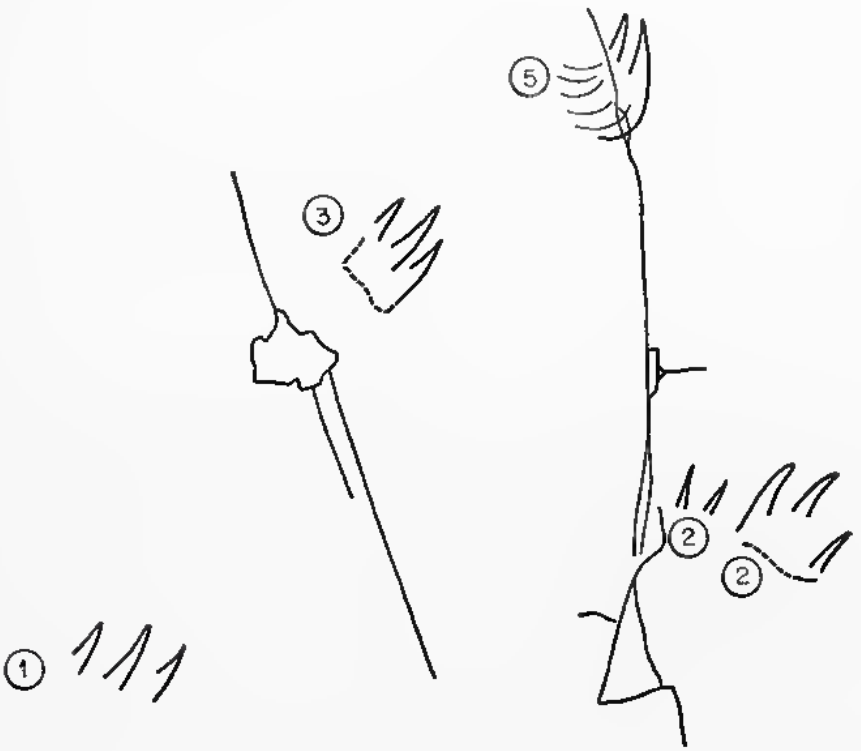


FIG. 34. — *Cyrtopus dissimilis*, type (× 1/10 env).

La patte postérieure peut être décrite d'après l'empreinte n° 3. Sa largeur est de l'ordre de 10 cm, sa longueur de 15 cm. Elle montre trois doigts, longs et étroits ; leurs longueurs sont, respectivement de I à III, 9-10 cm, 8 cm et 5 cm pour une largeur de 2 cm à la base, s'étrécissant peu à peu vers l'extrémité. Le contour de la plante, peu marqué, semble prolonger la courbe des doigts.

Pour autant que les deux ou trois petits doigts (4 à 5 cm de longueur) de la trace 2' correspondent à une patte antérieure, celle-ci serait beaucoup plus petite que la postérieure.

On ne peut pas tirer grand'chose de la description de ces empreintes. Il s'agit de toute façon des traces d'un animal de grande taille, à doigts allongés et probablement griffus.

Source : MNHN, Paris

4. TRACES *INCERTAE SEDIS* NON NOMMÉES

Echantillon nº 1 (fig. 35)

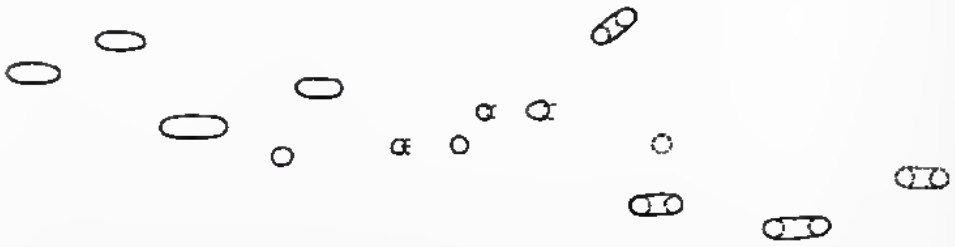


Fig. 35. — Relevé schématique de la grande piste non nommée (échantillon nº 1) du gisement G 3 (× 3/100 env.).

Une piste incontestable, malheureusement sur une surface très érodée, a été observée au gisement G3. Des creux, sans limites nettes, mais disposés avec une certaine régularité, avaient attiré notre attention. Nous avons mesuré les distances entre ces creux, ainsi que leurs dimensions ; trois ou quatre montraient des traces de doigts, tous dirigés dans le même sens, mais non mesurables. Les creux allongés semblent bien représenter des « couples », d'autant plus que certains se subdivisent assez nettement en deux, et qu'ailleurs quelques couples sont représentés par deux dépressions rondes séparées. Malgré l'absence de détails et l'irrégularité des mesures, on peut affirmer qu'il y a là les éléments d'une piste d'un animal de grande taille ; les dimensions moyennes seraient : envergure diagonale de l'ordre de 60 cm, enjambée de près d'un mètre et largeur de la piste 30 à 40 cm, c'est-à-dire très faible. Le diamètre de chaque main ou pied est de l'ordre de 10 cm.

Malgré l'absence totale du contour des pattes, cette piste paraît s'éloigner du type stégocéphaloïde par son étroitesse extrême et par la brièveté du couple. La méthode géométrique permet d'attribuer à son auteur un tronc d'au moins 80 cm, ce qui semble hors de proportions avec le diamètre réduit des empreintes considérées unitairement. Il s'agirait alors d'un animal long et léger, aux extrémités beaucoup plus réduites que pour toutes nos autres pistes.

Echantillon nº 2 (pl. X, 1)

C'est une patte isolée de grande taille provenant du gisement G3 et dont l'original a été rapporté au Muséum.

L'empreinte est en creux sur le schiste ; l'enfoncement est important : il atteint 16 mm à la base des doigts et 18 mm vers le talon ; la longueur totale est d'environ 13 cm ; la plus grande largeur est de 9,5 cm au niveau de l'extrémité des doigts.

La forme des doigts, au nombre de cinq, leurs dimensions réduites par

Source : MNHN, Paris

rapport à la paume (ou plante) et même leur disposition, sont tout à fait insolites. Le doigt le plus long, le médian, mesure 2,5 cm pour une paume de plus de 10 cm de long. I et V sont encore plus courts : 1,5 cm environ. Les 5 doigts sont étroits et pointus, paraissant réduits à uns simple griffe. Peut-être est-ce là une apparence due à la fossilisation, ou s'agit-il d'une sous-trace ?

Un autre lait curieux est la présence d'une ligne de moindre enfoncement (12 mm environ) en arrière de la base des doigts (laquelle est au contraire très enfoncée) ; cette ligne est régulière dans toute la largeur de la patte, sans trace de pelotes.

Il est naturellement impossible de faire la moindre hypothèse sur cette patte : est-elle droite ou gauche, avant ou arrière, reptilienne ou stégocéphalienne ? Elle témoigne en tout cas de la variété que peuvent présenter les traces d'un même gisement : elle ne peut même être attribuée à aucun des auteurs des autres traces des gisements de la région.

Echantillon n° 3 (p. X, 3)

Le gisement G7, entre le Bosc et Saint-Alban, découvert par M. Kruseman, a fourni, outre la jolie petite piste décrite sous le nom de *Devipes*, un couple d'empreintes de plus grande taille dont l'antérieure présente un aspect fort curieux (1).

C'est une patte assez grosse, formée de deux parties séparées : une empreinte ovale de 8 cm de long sur 11 de large, que l'on peut interpréter comme une paume (ou une plante) avec les bases bien marquées de quatre doigts (pelotes prépalmaires ?). Un peu plus loin, quatre extrémités de doigts sont marquées par des griffures de 2 à 3 cm de long : les trois médianes sont serrées et parallèles ; celle de gauche est très écartée. Toutes les quatre sont fortement obliques vers la gauche par rapport à la direction de la paume et de la base des doigts. A droite, un doigt beaucoup plus court est le seul qui touche à la paume ; il est orienté à peu près dans la direction de l'axe de la paume et fait ainsi un angle de près de 90° avec les extrémités des autres doigts.

Il semble que les trois doigts médians et le doigt latéral gauche aient été assez recourbés pour ne toucher le sol que par leur base et leur griffe ; mais la position des doigts extrêmes (I et V) n'en paraît pas moins aberrante. De l'arrière de la paume à l'extrémité du doigt le plus long l'empreinte mesure 12 cm.

D'autre part, la paume (ou plante) est subdivisée par une crête (sillon sur la patte de l'animal). La partie antéro-médiane (base des doigts II, III, IV) est la plus enfoncée dans le sédiment. Un bourrelet de vase existe du côté droit, surtout en arrière.

---

(1) Le schiste portant ces empreintes a été recueilli sur le terrain par M. Arnal (en 1961), qui nous l'a remis. Qu'il en soit ici remercié.

Source : MNHN, Paris

Le doigt court et très divergent peut être supposé externe (doigt V) ; on aurait alors une patte droite, la griffe du doigt interne ayant une position aberrante.

En arrière de cette empreinte s'en trouve une autre, beaucoup plus petite : 7 cm de longueur totale sur un peu plus de 5,5 cm de largeur à l'extrémité des doigts ; la paume (ou plante) a environ 4,5 cm de large à la base des doigts, au nombre de trois semble-t-il, l'externe (?) étant fortement divergent par rapport à la plante et aux deux autres doigts.

L'hypothèse consistant à faire de ces deux pattes un couple vient naturellement à l'esprit en raison de la position et de l'orientation de ces deux empreintes ; mais la grande différence de taille entre les deux pattes, la plus grosse en avant, la rend très hasardeuse. Néanmoins, par la forme des deux empreintes et par l'angle que font entre eux les axes de la main et du pied, ce « couple » n'est pas sans évoquer *Opisthopus ellenbergeri* (voir fig. 31).

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION SUR LES TÉTRAPODES PERMIENS DU BASSIN DE LODÈVE

Le « Permien » est pauvre en fossiles dans la région de Lodéve. Le Saxonien n'a fourni aucun Tétrapode. Dans l'Autunien, en dehors des Poissons (Paléoniscides et Acanthodiens) ; on n'a trouvé qu'un seul Vertébré : *Aphelosaurus lutevensis* P. Gervais (fig. 37), malheureusement incomplet : seuls le tronc, une patte avant et une arrière sont conservés, de sorte qu'il est impossible de le rattacher à un groupe précis (Thévenin 1910 le rapproche de *Protorosaurus* des schistes permiens de Thuringe). Par la longueur du tronc et la gracilité du squelette des membres, il évoque un gros Lézard ; les extrémités, où prédomine le quatrième rayon, sont en tout cas de tendance lacertoïde. Le membre antérieur est plus court que le postérieur. Nous ne connaissons dans l'Autunien aucune trace lacertoïde ; la seule empreinte autunienne (v. groupe IV, échantillon n° 3) ne peut être attribuée à *Aphelosaurus*. Mais certaines des traces de ce type, découvertes dans le Saxonien, pourraient avoir pour auteurs des Reptiles de forme comparable.

Pour trouver des restes d'autres animaux voisins de ceux qui ont laissé les pistes ici étudiées, il faut chercher dans l'Autunien des bassins d'Autun, de Commentry, de Bourbon-l'Archambault, gisements qui ne fournissent pas de traces.

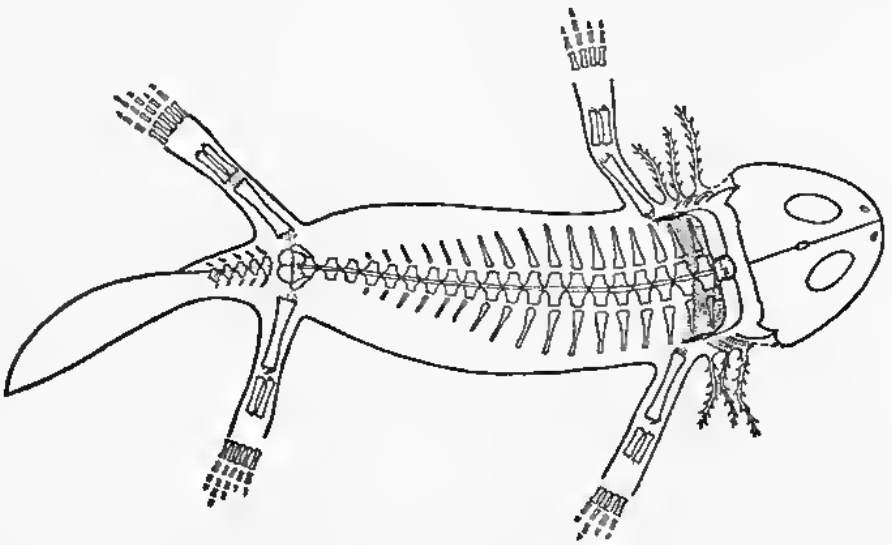


Fig. 36. — *Branchiosaurus amblystomus*, squelette et reconstitution du corps (d'après Bulman et Whittard) (× 2 env.).

Source : MNHN, Paris

Les petits Stégocéphales de l'Autunien d'Autun (gisement le plus riche de France pour les Tétrapodes primaires) peuvent nous fournir de bonnes indications. Les traces de *Branchiosaurus* pourraient ressembler à nos petites pistes stégocéphaloïdes : *Diversipes*, *Follipes*, etc. (1). Mais il faut imaginer des animaux un peu plus grands que les classiques Branchiosaures (« *Protriton* »), dont le tronc ne dépassait guère 5 cm (fig. 36). Le genre *Pelosaurus*, mal défini et qui peut n'être qu'un Branchiosaure de grande taille (un exemplaire du Muséum mesure 10 cm de ceinture à ceinture) se situe bien dans la gamme des tailles évaluées pour les petits Amphibiens de Lodève (longueur de tronc : 7 à 13 cm). Ajoutons que l'*Actinodon* d'Autun, beaucoup plus gros, et dont la taille est de l'ordre de celle de l'auteur de nos plus grosses traces stégocéphaloïdes (groupe 1, échantillons nos 4 et 5) marchait sans doute sur la terre ferme avant même d'avoir atteint sa taille d'adulte.

Un tel Stégocéphale peut avoir été aussi responsable, par exemple, de la piste *Opisthopus ellenbergeri*, que nous n'avons cependant pas rangée, en raison de sa forme un peu particulière, dans le groupe stégocéphaloïde. L'anatomie de ces animaux montre qu'ils étaient aussi bien adaptés à la marche terrestre que les Urodèles actuels, et qu'ils ont donc pu laisser des pistes d'un type apparemment assez évolué.

Dans le Stéphanien tout à fait supérieur (ou l'Autunien inférieur) des bassins de Blanzy et d'Autun, le petit Reptile *Sauravus* (fig. 38) donnerait aussi une idée de la silhouette des auteurs de certaines de nos pistes « prélacertoïdes », notamment *Auxipes* (qui peuvent être cependant aussi bien de petits Stégocéphales).

En revanche, aucun Thèromorphe certain n'a été décrit en France. Nos traces rapportées au groupe thèromorphoïde y seraient donc, si leur attribution est correcte, le premier indice de l'existence de ce groupe. En particulier *Brontopus* nous a fait penser, par sa taille gigantesque et sa forme lourde, à un gros animal comparable aux Paréiasaures.

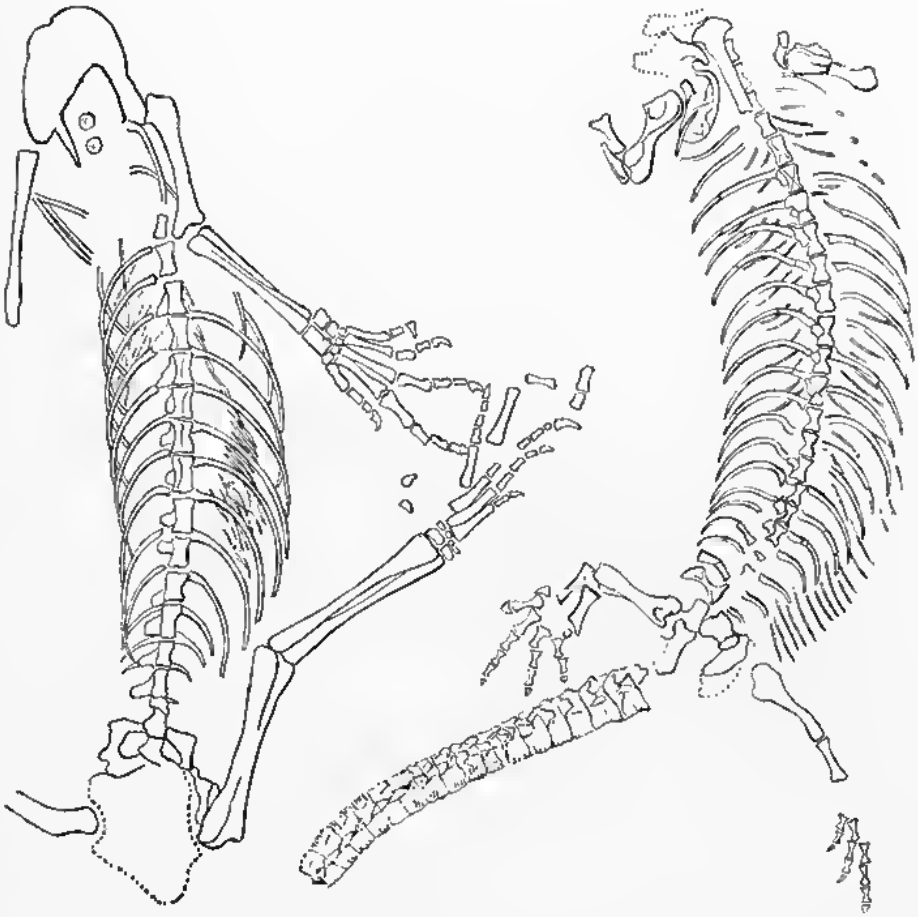
D'autres formes de pattes assez curieuses, pour lesquelles aucun équivalent ostéologique n'est connu, laissent ouverts bien des problèmes.

Cette étude des traces de Lodève nous propose donc de la faune du Permien français une image plus riche et plus variée que ne le suggéraient les restes fossiles décrits jusqu'ici.

Ce n'est pas là un cas isolé ; des conclusions semblables peuvent être tirées de l'étude des traces permiennes en diverses régions, par exemple : Texas (Moodie), Grande-Bretagne (Hickling), Thuringe (Pabst),...

(1) Chez certains Branchiosaures et beaucoup d'autres Stégocéphales on observe déjà une nette prédominance du quatrième rayon (cf. Heyler, 1957, fig. 22).

Source : MNHN, Paris



37 38

Fig. 37. — *Aphelosaurus Iulevensis* Gervais, de l'Autunien de Lodève (× 1/2 env.) (d'après Thévenin).

Fig. 38. — *Sauravus costei* Thév., du Stéphanien sup. de Blanzy (× 4/5 env.) (d'après Thévenin).

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION GÉNÉRALE

I. — SIGNIFICATION GÉOLOGIQUE DES TRACES

En dépit de quelques recherches (Deecke 1923, Götzinger et Becker 1932, Richter 1935-36, Roger 1952, Seilacher 1953 et 1954), les conditions de fossilisation des traces sont encore mal connues. L'oryctogénie (taphonomie, biostratinomie) est d'ailleurs, dans son ensemble, une science trop récente et trop complexe pour qu'on en puisse attendre plus que des indications élémentaires.

Toutefois nos observations sur le terrain d'une part, quelques remarques et expériences sur les phénoménes actuels d'autre part, nous permettront certaines indications sur le mode d'impression et de conservation des empreintes.

La formation immédiate de l'empreinte exige des qualités du sédiment qu'une expérimentation un peu poussée permettrait de préciser : le degré requis de finesse, plasticité, humidité, cohésion, etc., du support étant d'ailleurs variable avec le poids et la taille de l'animal. Des essais sur sable, plâtre fin en cours de prise, ciment fin, argile, nous ont montré (comme l'avait autrefois constaté Nathorst) que ce dernier matériau est de loin le plus favorable à la formation de traces précises. La présence d'une couche d'eau sur l'argile ne l'empêche nullement, nous l'avons observé à la fois sur le bord des mares argileuses et dans nos expériences.

La conservation des empreintes aprés recouvrement de la surface par une nouvelle couche de sédiment étonne davantage ceux qui n'ont pas observé ce processus classique. Elle suppose que la surface porteuse détermine une discontinuité dans l'épaisseur du sédiment. Dans les « schistes » gréseux de Lodève, la schistosité est due probablement en grande part à ce phénoméne. Ces roches ne sont absolument pas de vrais schistes bien feuilletés. Elles ne se délitent qu'irrégulièrement ; et, presque toujours, sur les surfaces de séparation des lits successifs, on observe des ripple-marks ou des traces. L'explication semble liée à la discontinuité du dépôt. La surface sur laquelle se déplacent les animaux reçoit des apports de toutes sortes : poussiéres, déchets organiques, etc., qui provoquent cette discontinuité. La chaleur et la dessication peuvent aussi y contribuer.

Ces phénoménes sont irréguliers, ce qui peut rendre compte de l'irrégularité de la « schistosité » de ces grès : irrégularité de l'épaisseur des couches, irrégularité même d'une couche déterminée, arrêt brutal de la « schistosité » au niveau d'une surface (ce qui réserve de mauvaises surprises lorsqu'on dégage une piste). Des expériences peuvent être faites, par exemple avec du plâtre ou de l'argile : ainsi, des couches successives de plâtre se détachent assez bien lorsqu'on a laissé sécher longtemps entre chaque dépôt, et bien mieux encore avec un agent de démoulage.

Source : MNHN, Paris

Dans le cas des fossiles corporels un autre problème se pose : celui du déplacement possible des restes après la mort. Mais ici, il n'y a pas d'objet ; l'empreinte demeure nécessairement en place, et ne peut que suivre les mouvements du sédiment ambiant. A Lodève, les couches à traces ont un pendage assez marqué (variable selon les gisements, mais souvent de l'ordre de 20°). Il est évident que ces couches étaient à l'origine, dans l'ensemble, sensiblement horizontales.

Les gisements à traces de Lodève confirment assez bien ce que l'un de nous (J. L., 1955) a nommé « exclusion des corps fossiles et des traces ». Rappelons qu'aucun fossile corporel n'avait été trouvé dans ces sédiments. F. Ellenberger nous a signalé un banc fossilifère très siliceux, de 5 à 10 cm d'épaisseur, visible au gisement G2 ; nous en avons recueilli des fragments avec l'intention de les étudier en laboratoire. Cette étude a présenté des difficultés jusqu'ici insurmontables. Mais la simple observation montre que ce banc est truffé de petits os, dont la plupart doivent appartenir à des Stégocéphales ou à des Reptiles (cf. Doubinger et Heyler, 1959, p. 308 et pl. XVI). Nous avons aussi trouvé quelques plantes (Aléthoptéridées, cf. *ibid.*, p. 305-6), elles-mêmes à l'état d'empreintes. Il faut donc admettre que ce milieu, favorable à la conservation des traces, ne l'est pas, dans l'ensemble, à celle des restes animaux ou végétaux. Dans l'Autunien lui-même, pourtant plus riche en général, il n'a été trouvé qu'un unique spécimen de Tétrapode, le petit reptile : *Aphelosaurus*.

Cette loi d'exclusion paraîtra moins surprenante si l'on note qu'il y a aussi de telles antinomies entre les diverses sortes de fossiles, ou les diverses substances d'un même fossile (calcaire, chitine, os, cartilage, corne...) (1).

Il est évident qu'un faciès littoral, ripuaire ou limnique, bords d'étangs surtout, est favorable à la formation et à la conservation des traces : apport de sédiments variés pouvant être rapidement et parfois alternativement déposés.

Nous n'avons guère à parler ici de traces subaquatiques dont nous n'avons rencontré qu'un petit nombre, mais on signalera qu'elles sont géologiquement encore plus nombreuses que les traces laissées en milieu exondé : les plus belles associations de traces (« ichnocénoses », Seilacher) se trouvent sans doute dans les faciès flysch et correspondent à une zone relativement profonde qui ne saurait comporter de pistes de Tétrapodes.

L'absence de fossiles et la couleur rouge due à l'oxyde de fer avaient fait penser que le Saxonien de Lodève, comme celui de Saint-Affrique ou de Provence, était désertique.

La présence de végétaux et la grand nombre de traces observées dans ces grés schisteux permettent de corriger cette opinion. Les traces d'Invertébrés (2), les traces de nage et les ripple-marks impliquent la présence de

(1) Ainsi la chitine se conserverait plutôt dans les milieux réducteurs (« fonds pourris »), le calcaire, dans les milieux oxydants (Roger, 1952).

(2) Une étude complémentaire des traces d'Invertébrés de la région de Lodève est projetée.

Source : MNHN, Paris

l'eau. Les traces de reptation et de marche des Tétrapodes, les craquelures de dessication et les marques de gouttes de pluie, supposent des périodes d'émersion. Ces éléments permettent de reconstituer un climat ressemblant assez bien á celui du bassin méditerranéen actuel. Des pluies assez abondantes devaient donner naissance à des étangs, temporaires ou permanents, sièges d'une vie végétale et animale plus actives. Des périodes sèches provoquaient, sporadiquement, leur régression ou leur disparition.

II. — SIGNIFICATION ZOOLOGIQUE DES TRACES

1° Systématique

L'identification zoologique de l'auteur d'une piste pose des problémes extrêmement délicats. La forme des extrémités et le mode de la démarche, dans la mesure où on peut les reconstituer avec quelque précision, sont les seuls éléments utilisables. Or, ces caractères sont moins étroitement liés à

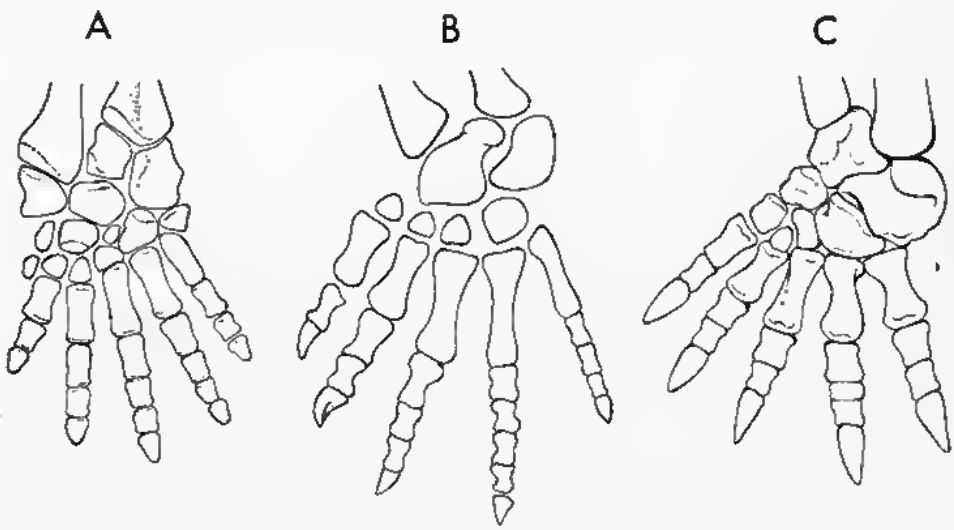


FIG. 39. — Squelettes comparés des pieds de :
A : *Trematops* (Stégocéphale) ; B : *Procolophon* (Diadectomorphe) ; C : *Lycaenops* (Théromorphe) (d'après ROMER).

un certain groupe qu'à une certaine adaptation. L'anatomie de l'autopode, en particulier (dont l'empreinte dessine une image sommaire, sorte de silhouette des seules parties porteuses) et même celle du membre entier, est surtout marquée par les nécessités fonctionnelles de la locomotion ; c'est un mauvais caractère systématique, qui ne devient significatif que pour certaines formes spécialisées, d'autant plus rares qu'on s'adresse à une époque où la diversification des Tétrapodes est moins avancée. Ainsi, il y a

Source : MNHN, Paris

peu de différences morphologiques ou fonctionnelles (la constitution du tarse et le nombre des phalanges mis à part) entre les pieds d'un Stégocéphale comme *Trematops*, d'un Cotylosaurien comme *Procolophon*, ou même d'un Thérapsidé comme *Lycaenops* (fig. 39).

Il nous paraît donc très imprudent de vouloir, comme l'ont fait certains, identifier à toute force l'auteur d'une piste. Les interprétations proposées, surtout dans le cas d'un contour assez « primitif », différent d'ailleurs beaucoup. La plus célèbre des traces fossiles, *Chirotherium*, qui n'est pourtant pas si banale, a été ainsi rapportée à presque tous les groupes de Tétrapodes : Stégocéphales (Owen, Lyell), Crocodiles (Williamson), Dinosaures (Gaudry, Lartet, Nopcsa), Mammifères (Kaup, Humboldt, Daubrée), avant d'être attribuée avec vraisemblance par Soergel aux Pseudosuchiens (voir fig. 6, p. 137).

Les critères parfois proposés pour la distinction des traces d'Amphibiens et de Reptiles (nombre des doigts de la main, formule phalangienne, présence ou absence de griffes, d'écailles cutanées) n'ont qu'une valeur statistique ; dans la pratique d'ailleurs, ils sont souvent inutilisables.

Cela ne signifie pas qu'il faille absolument renoncer à l'interprétation systématique, mais seulement qu'il faut avancer dans cette voie avec une extrême prudence, et d'abord étudier dans une autre direction, que nous allons maintenant aborder.

2° Cinématique

Une piste renseigne davantage sur le mode de mouvement que sur l'anatomie de l'animal qui l'a laissée. Sous cet angle, l'ichnologie apparaît comme pouvant s'intégrer dans une science plus compréhensive, la cinématique animale ou cinésiologie, dont les éléments sont empruntés par ailleurs à la physiologie, à l'anatomie fonctionnelle et à la paléontologie. On s'efforcera ci-dessous de comparer nos résultats aux données déjà acquises par cette science, en nous limitant aux indications nécessaires à l'interprétation des types effectivement observés.

L'étude des mouvements des animaux actuels et de ceux de l'Homme a fait l'objet de travaux anciens (A. Borelli, 1680 ; J. Barthez, 1798 ; E. et W. Weber, 1836 ; G. Duchenne de Boulogne, 1867...), mais, jusque vers la fin du XIX^e^ siècle, on n'a pu aborder ce sujet que par des voies anatomiques ou mécaniques. L'emploi complémentaire d'appareils de mesure et d'enregistrement, en particulier graphiques, photographiques et cinématographiques, depuis Marey (1873), fit entrer la recherche dans une phase nouvelle. Pour ce qui concerne seulement les Vertébrés terrestres, on dispose aujourd'hui d'études précises, parmi les Mammifères, sur l'Homme, le Cheval, le Chat ; parmi les Reptiles, sur les Serpents et les Crocodiles ; parmi les Amphibiens, sur les Grenouilles, les Crapauds, les Tritons (fig. 40). La meilleure analyse est due à Gray (1944).

Pour notre part, nous avons tenté l'étude des traces laissées par des Urodèles (Salamandres et plusieurs espèces de Tritons) de diverses tailles,

Source : MNHN, Paris

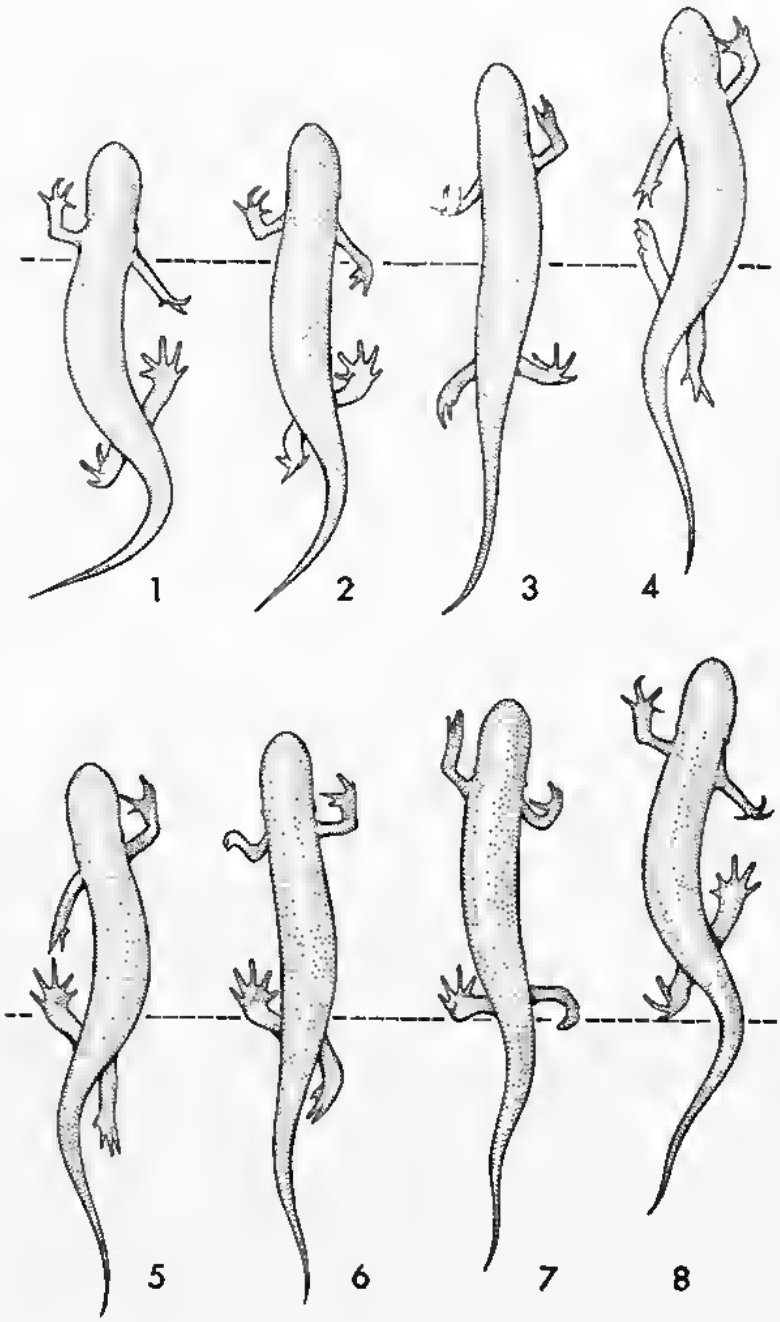


FIG. 40. — Mode de marche du Triton (d'après GRAY, modifié).

Source : MNHN, Paris

marchant á diverses allures. Les animaux étaient placés sur un grand papier á un endroit couvert de gouache noire assez concentrée. Partant de cette tache, ils laissaient ensuite jusqu'á une vingtaine d'empreintes de pas, dont les premières sont généralement un peu brouillées par l'excés de gouache. La ressemblance avec nos petits fossiles est trés grande ; on peut en conclure á un type anatomique et á un mode de locomotion trés voisins. Même l'axe des mains et des pieds, dirigé légérement vers l'intérieur, rappelle ce que nous avons souvent observé dans notre type stégocéphaloïde.

Cette étude, quoique sommaire, a confirmé que la disposition des éléments de la piste dépend à la fois :

— de la taille de l'animal (longueur du tronc = distance entre les ceintures) ;

— de la longueur des pattes ;

— de l'amplitude du mouvement angulaire fait par chaque patte, celle-ci dépendant elle-même de la vitesse.

Nous parlerons ailleurs des incidences de ces trois facteurs sur les dimensions des divers éléments de la piste. Mais il semble que, même dans la marche lente, les Tritons fassent des enjambées proportionnellement plus grandes que la Salamandre. Aussi y a-t-il une tendance au raccourcissement du couple, et á l'étrécissement de la piste chez les Tritons, par rapport à la Salamandre de même taille. Il y a aussi tendance à une différenciation entre les largeurs d'axe á axe pour les pattes antérieures et postérieures, ces dernières étant, chez le Triton, les moins écartées. Ceci est dû au fait que les pattes postérieures ne sont guére plus longues que les antérieures — si même elles le sont — mais que celles-lá, au cours du mouvement, en arrivent à être presque collées le long du corps, tandis que celles-ci demeurent éloignées de l'axe. Cette différence est moins marquée chez la Salamandre, même en marche rapide.

Nos figures 41 et 42 ont été calquées sur une piste de *Salamandra maculosa* en marche lente et réguliére, et sur une piste de *Triturus cristatus* dans des conditions comparables. On remarque que, chez la Salamandre, il n'y a pas individualisation d'un « couple » (trait « primitif » ; il n'en serait pas de même en marche rapide), alors que chez le Triton la patte arrière vient même souvent recouvrir un peu la trace de la patte avant ; au moment oú le pied vient poser sur le sol, l'animal a déjà levé partiellement la main du même côté, qui ne repose plus sur le sol que par les doigts, d'oú la possibilité d'un léger chevauchement des empreintes. On observe enfin que le Triton laisse traîner sa queue (qui n'ondule pas dans sa marche lente), alors que la Salamandre la tient souvent soulevée ; dans le cas de la figure 41, elle a pourtant posé de temps en temps l'extrémité de sa queue, d'oú les deux taches axiales (1) ; les petites cercles près des empreintes de pattes sont les extrémités de doigts qui ont seules marqué.

Nos informations sur la locomotion des formes fossiles sont moindres.

(1) Stebbins (1947) signale chez une Salamandre américaine du genre *Hydromantes*, progressant sur un terrain rugueux, l'action propulsive accessoire de la queue, qui opère « rythmiquement », d'un seul côté, ou alternativement, à droite ou à gauche de la piste.

Source : MNHN, Paris

D'abord restreints à des considérations anatomiques ou théoriques (p. ex. GREGORY, 1912, 1915 ; WATSON, 1917, 1926), les travaux s'enrichirent peu à peu au contact des recherches sur les animaux actuels (p. ex ABEL 1919, 1930 ; ROMER, 1922, 1931 ; SCHAEFFER, 1941).

FIG. 41. — Piste de *Salamandra maculosa* (× 1).

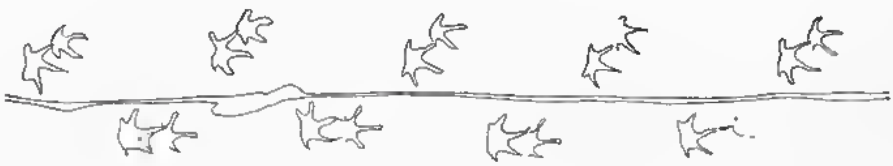


FIG. 42. — Piste de *Triturus cristatus* (× 1).

a) LE MEMBRE PRIMITIF.

Nous ne savons, à ce propos, rien de précis des origines ichthyennes supposées des Tétrapodes. Les premiers Amphibiens connus, les Ichthyostégidés, ont déjà des extrémités typiquement chiroptérygiennes. De même, les premières empreintes de pas, qui remontent au Dévonien (*Thinopus* Marsh, *Hylopus* et divers autres « genres » décrits par DAWSON et par MATTHEW) révèlent, dès qu'elles sont suffisamment claires, une anatomie parfaitement amphibienne (*Hylopus*, la plus certaine, montre quatre doigts à la main, cinq au pied). La tentative faite par WILLARD (1935) pour voir dans la trace *Paramphibius*, également dévonienne, celle d'un ancêtre des Amphibiens (*« Ichthyopoda »!*), idée reprise par GREGORY (1937) (fig. 43), s'est rapidement heurtée à l'étude précise de CASTER (1938), prouvant qu'il s'agissait d'empreintes de Limules (1).

On a souvent supposé que certains caractères anatomiques ou physiologiques des membres ou de la démarche pouvaient procéder de l'ascendance crossoptérygienne des Tétrapodes : la direction primitive horizontale

(1) D'autres empreintes de la même époque, y compris *Thinopus*, sont d'ailleurs, déjà selon ABEL, 1935, aussi peu convaincantes.

Source : MNHN, Paris

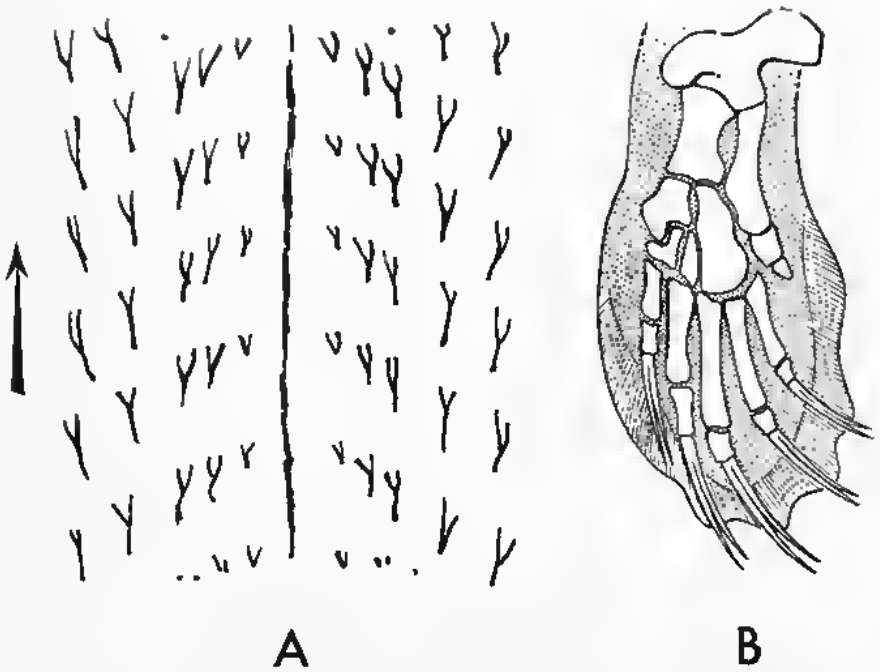


FIG. 43. — A : la trace *Paramphibius*, Willard, du Permien du Colorado (schématisé, d'après CASTER) et B : « reconstitution » de la main correspondante (d'après GREGORY.)

des stylopodes, la différence d'angulation des segments successifs entre membres antérieurs et postérieurs (1), la disposition du péroné qui, dans les formes archaïques (ex. : *Trematops)* transmet l'essentiel des forces échangées entre le corps et le sol ; la direction présumée transversale du pied dans ces formes ; la démarche rampante et ondulante, le corps traînant sur le sol, les mouvements sinusoïdaux aidant à cette reptation. Seuls, ces deux derniers points peuvent être utilement discutés en fonction de l'étude des pistes fossiles.

α) *Direction du pied.*

On a d'abord admis que, dans les membres rampants, ou semi-rampants, des premiers Tétrapodes, le pied était situé, en position moyenne, dans le plan général transversal défini par l'angle stylo-zeugopodien. Telle était, avec des modalités et des restrictions de détail, l'opinion d'ABEL, de NAUCK,

(1) En fait, les analyses de GRAY, 1944, et de BARCLAY, 1946, suggèrent fortement que les caractéristiques anatomiques générales des membres des Tétrapodes répondent à des exigences précises, et laissent peu de possibilités de variation (les composantes horizontales des effets de levier et de support doivent être à chaque instant de sens opposé).

Source : MNHN, Paris

de NOPCSA, de VIALLETON, de GREGORY, de MORTON. Ce dernier, un des meilleurs spécialistes de ces problèmes, a même développé (1926, 1935), dans cette hypothèse, une mécanique du pied primitif (fig. 44) : au moins durant la plus grande partie de la phase propulsive, l'autopode aurait eu son axe longitudinal dirigé vers l'extérieur ; de cette manière, au cours de la propulsion, les lignes de forces auraient passé transversalement à travers le tarse, du bord postaxial au bord préaxial du pied. Pour étayer cette conception, l'auteur invoque la trace fossile *Thinopus*, considérée comme la plus ancienne trace connue de Tétrapode. Or, il s'agit d'empreintes assez incertaines (ABEL), en tout cas exceptionnelles à cet égard (BARCLAY).

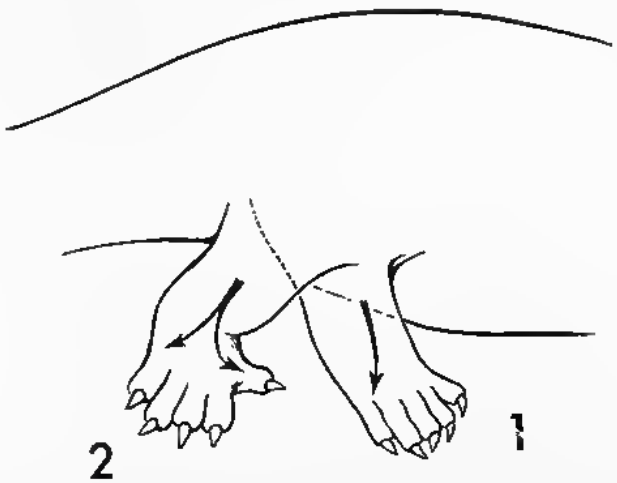


FIG. 44. — Analyse des mouvements du « pied primitif », dans l'hypothèse de MORTON (d'après MORTON, modifié).

C'est ROMER (1931) qui remarqua le premier qu'en fait, la plupart des traces de pas paléozoïques avaient leur axe dirigé sensiblement vers l'avant. Il en est d'ailleurs de même (SCHAEFFER, 1941) pour le pied des Urodèles actuels. Etant donné que le principal mouvement locomoteur est ici une rotation horizontale du stylopode (1) — comme l'indiquent les surfaces articulaires proximales de l'humérus et du fémur — il faut admettre, surtout pour le membre postérieur, qui décrit le plus grand arc, un mécanisme compensateur. Selon SCHAEFFER, les muscles fléchisseurs extrinsèques du pied sont en même temps adducteurs ; au cours de la rétraction du membre se produirait une déviation du tibia, qui l'amènerait à se placer diagonalement au péroné, raccourcissant ainsi la longueur fonctionnelle du côté interne de la jambe.

Quoiqu'il en soit, l'examen de la plupart des pistes de Lodève paraît confirmer plutôt cette seconde hypothèse : dans aucune de nos formes stégo-

(1) Auquel se joint le balancement du zeugopode. L'autopode paraît surtout d'abord avoir à répartir les forces sur une plus grande surface.

Source : MNHN, Paris

céphaloïdes l'autopode n'est dirigé vers l'extérieur. La main est, au contraire, généralement en adduction, et le pied très sensiblement orienté dans le sens de la marche.

Dans cette position, qui permet sans doute aux muscles d'opérer avec plus d'avantage, les articulations n'ont pas à fournir l'effort transversal qui leur serait demandé dans l'hypothèse de MORTON, et qu'elles subissent effectivement dans le type de pied des Sauriens. L'autopode peut donc demeurer relativement symétrique et le basipode qui, à aucun moment, ne supporte seul de pression considérable (puisqu'il transmet toujours les forces dans le sens longitudinal), fonctionne comme une charnière souple, sa flexion principale s'effectuant sans doute au niveau distal, ou basi-métapodien.

Les traces suggèrent qu'au cours de la phase propulsive, la pression s'exerçait surtout vers l'avant et, sans doute un peu vers l'intérieur ; elles sont, en effet, dans le type qui nous intéresse, toujours plus profondes et plus nettes à l'avant qu'à l'arrière (les doigts mieux marqués que le talon) et, dans une moindre mesure, vers l'intérieur que vers l'extérieur. En d'autres termes, le pied des Stégocéphales aurait été semi-plantigrade, avec une légère prédominance fonctionnelle du côté interne. Ce résultat paraît conforme aux vues de ROMER et de SCHAEFFER.

FIG. 45. — Reconstitution de la marche de l'auteur présumé de la trace *Limnopus vagus* Marsh, du Pennsylvanien du Kansas (d'après BAIRD).

β) *Modalités de la reptation.*

Un corps pesant et volumineux, armé d'un squelette interne et externe imposant, surtout dans les régions céphalique et thoracique, des membres relativement courts et faibles écartés horizontalement, telle est l'image à laquelle nous ont habitués les reconstitutions des premiers Amphibiens, à demi-émergés des marécages dans lesquels les retiennent encore la plupart de leurs besoins physiologiques (voir fig. 45). Ceci impliquerait une démarche rampante, embarrassée, au cours de laquelle le ventre et la queue auraient dû trainer sur le sol, ou, du moins, y prendre un appui fréquent. Les empreintes fossiles tendent à corriger quelque peu cette image conventionnelle. Rares sont les pistes qui comportent la traînée du ventre. Il en existe cependant (pistes stégocéphaloïdes non nommées, échantillon n° 1). Mais, le plus souvent, seules sont marquées les empreintes des pattes et, parfois, de la queue.

Source : MNHN, Paris

On suppose aussi volontiers qu'à la reptation des Tétrapodes primitifs devaient encore participer des mouvements ondulatoires du tronc. Sans même préjuger d'une survivance ichthyenne, on sait qu'une telle démarche existe chez les Urodèles, de nombreux Reptiles et même, chez des animaux à tronc court, comme le Crapaud. Les ondulations sont d'autant plus accentuées que le corps est plus long, les membres plus écartés, la démarche plus rapide. Elles ont pour effets évidents d'allonger l'enjambée et d'accroître la convergence des empreintes vers l'axe du mouvement. Il est possible que l'apparente adduction des mains et des pieds dans nos pistes résulte parfois en partie d'un tel phénomène. Mais elles se marquent plus clairement dans le cas où la queue imprime sa traînée. Tantôt alors celle-ci décrit, en effet, une sinusoïde régulière dont la période est égale à l'enjambée, tantôt elle est au contraire parfaitement rectiligne (cf. nos deux « espèces » de *Crenipes*) ; et ceci malgré des empreintes de pieds parfois très semblables. Ces deux modes peuvent donc correspondre, soit à des espèces distinctes, soit à une différence de rapidité dans la démarche.

Gray a montré que les ondulations résultaient, au moins en partie, de l'action des muscles extrinsèques des membres au cours de la marche. On peut supposer qu'y intervient aussi la musculature propre du tronc : chez des animaux en partie aquatiques, la marche et la nage doivent requérir des mouvements assez analogues, comme en témoignent d'ailleurs certaines traces intermédiaires, sans doute laissées sous une faible épaisseur d'eau (cf. pl. XI) et conformément aux expériences de Schmidtgen sur les Urodèles et aux nôtres.

Sur les points particuliers de la direction du pied et du mode de reptation, l'étude des pistes ne confirme donc qu'imparfaitement la première image, un peu sommaire, du « Tétrapode primitif ». On opposera que les traces ici étudiées se réfèrent à une époque relativement éloignée de l'origine des Vertébrés terrestres, qu'elles peuvent donc correspondre déjà à une étape avancée de l'évolution de la démarche. Cela est certain. On remarquera pourtant que les traces dévoniennes et carbonifères connues, pour autant qu'elles appartiennent avec certitude à des Vertébrés, présentent déjà dans l'ensemble les mêmes caractères.

Pas plus que l'anatomie, l'ichnologie ne nous révèle donc rien de l'origine du chiroptérygium.

b) Evolution de la démarche.

Des modifications en divers sens de la démarche sont intervenues très tôt dans l'histoire des Vertébrés terrestres. Si, au Dévonien, les traces certaines (*Hylopus*, Matthew ; *Nanopus*, Matthew) sont stégocéphaloïdes, dès le Carbonifère, il en existe de lacertoïdes (ex. : *Collettosaurus* Cox) et même, ce qui est encore plus mystérieux, de dinosauroïdes (*Ornithichnites* King), sans que nous connaissions de restes squelettiques qui leur correspondent (1). En

(1) Et que penser des traces « trïdactyles » (*Ichnophycus tridactylus*, Hall) associées à *Bifungites* dans le silurien Nord-américain ?

Source : MNHN, Paris

principe, à partir des membres transversaux considérés comme primitifs, l'évolution peut se produire, selon divers modes, vers des membres soit plus horizontaux, soit plus verticaux.

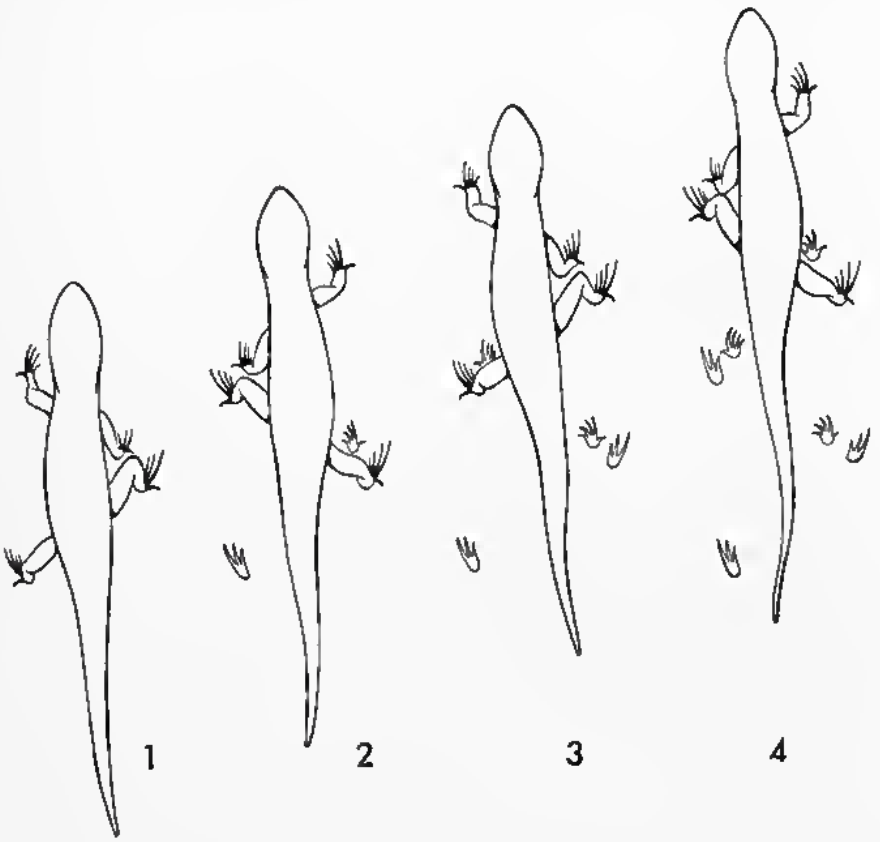


Fig. 46. — Reconstitution de la marche de l'auteur présumé de la piste *Akropus schochardti* Lil., du Trias de Thuringe (d'après Lilienstern, modifié).

Le premier cas est celui des Lézards et, en général des formes « rampantes » au sens de Vialleton (« reptation propulsive » d'Abel) : les membres, surtout les postérieurs, deviennent horizontaux ; ce qui se traduit anatomiquement par l'incurvation du fémur, la consolidation et la déformation du tarse, le déplacement de l'axe fonctionnel de l'autopode (désormais dirigé transversalement) vers le quatrième rayon, qui s'allonge. Ce type pourrait, au point de vue fonctionnel, se révéler plus proche de l'analyse de Morton, mais on ne peut le considérer comme primitif, non seulement parce qu'il apparaît plus tard, mais surtout en raison des modifications anatomiques qu'il implique. Romer, on ne sait trop pourquoi, considère le pied lacertilien comme une « régression ». On peut penser plutôt, avec Vialleton, Nopcsa, Schaeffer, etc., qu'il correspond à une solution originale et parfaitement définie du problème de la locomotion reptilienne (fig. 46).

Source : MNHN, Paris

Le plus grand nombre de groupes reptiliens s'oriente, à l'inverse, vers un mode plus vertical, dans lequel les membres tendent à être ramenés sous le corps, le stylopode lui-même n'étant plus horizontal, mais oblique ou, à la limite, parasagittal : position plus avantageuse pour le fonctionnement musculaire. Ce type est lui-même hétérogène. Il culminera chez les Dinosaures, et plus tard, sous une autre forme, chez les Mammifères. Au Permien, ces directions sont à peine esquissées.

Les Paréiasaures sont les seuls Cotylosauriens dans lesquels, sans doute par suite du poids élevé de l'animal (Osborn parlait de type « graviportal »), une indication est apportée en ce sens. Le fémur n'est plus horizontal, mais, au moins vers la fin de la phase propulsive, légèrement oblique (la tête de l'os fait un angle de 30° avec la diaphyse); les éléments tarsiens proximaux sont soudés, les doitgs courts et larges ; une pelote plantaire devait, selon Schaeffer, renforcer encore la cohésion du pied. Ce type « éléphantesque » nous a paru rendre compte des mauvaises, mais gigantesques traces d'Octon *(Brontopus giganteus)*. S'il en est bien ainsi, contrairement à l'hypothèse de Haughton et Boonstra (1930) — mise en doute par Schaeffer — il n'y avait pas de talon.

Aux indications précédentes, qui résument, dans les limites de l'interprétation de notre objet, ce que l'on sait de l'évolution de la fonction locomotrice des Tétrapodes, l'étude concrète des traces de Lodève suggère d'ajouter quelques remarques.

Le passage du membre transversal au membre dressé, qui caractérise, suivant des modes variés, divers groupes de Reptiles et les Mammifères, se traduit théoriquement par la diminution du rapport écartement/enjambée, qui fournit par là une indication sur le type. On a calculé sommairement sur nos pistes le pourcentage de ce rapport : il varie presque du simple au double (de 40% sur *Strictipes* et *Opisthopus* à 75 % sur *Crenipes abscurvus* et *Serripes* ; pour les Urodèles actuels : 43% chez *Triturus*, 70% chez *Salamandra)*. Si l'on considère l'intervalle 50%-60% comme comprenant les valeurs moyennes, la piste peut être dite large au-dessus de 60% (ex. : *Crenipes*, *Serripes*, *Devipes*, *Cyclopus)*, étroite au-dessous de 50% (ex. : *Strictipes*, *Opisthopus)*. Ce paramètre (1) incite à considérer telle piste comme plus « primitive », ou plus « évoluée », au point de vue de la démarche terrestre; il peut fournir en ce sens un élément d'appréciation zoologique. L'allure de l'animal intervient dans une grande mesure sur ce rapport (la largeur de la piste diminue avec la vitesse), mais cette allure elle-même est, en un sens, une caractéristique habituelle : chaque espèce est normalement adaptée à une certaine vitesse de marche.

Un autre élément d'appréciation (les deux facteurs peuvent être liés) est le degré d'hétéropodie. Une prédominance marquée de l'extrémité postérieure sur l'antérieure accompagne la plus complète différenciation

(1) L'étrécissement de la piste ne traduit pas nécessairement la tendance à la verticalité des membres. Il peut correspondre aussi à une plus grande amplitude de mouvements (cf. *infra*).

Source : MNHN, Paris

des membres (et des trains) : « pulseur » (postérieur) et « porteur » (antérieur). Il n'est pas nécessairement le signe d'une tendance à la bipédie (les Crocodiles, par exemple, présentent une hétéropodie marquée) ; mais c'est généralement dans les groupes où il atteint un haut degré que se rencontrent des formes bipèdes (ex. : Dinosauriens, Mammifères).

Une dernière remarque concerne l'une des modalités qui accompagnent l'accroissement de la taille. Il nous a semblé qu'en gros, les données métriques (donc la démarche) étaient plus régulières sur les grosses pistes que sur les petites, comme si les conditions de la locomotion devenaient plus strictes quand s'accroît le poids de l'animal. Ceci pourrait être la conséquence du fait souvent remarqué que, théoriquement, les masses s'accroissent comme le cube des dimensions linéaires, alors que les surfaces porteuses et les sections musculaires ne croissent que comme leur carré, rendant ainsi l'équilibre des forces et des mouvements plus rigoureux chez les grosses formes. Aux modifications anatomiques du type « graviportal » s'ajouteraient ainsi, par exemple chez les Pareiasaures, des modifications locomotrices précises. Toutes ces propositions pourraient être vérifiées, et les modalités qui leur correspondent précisées, sur les animaux actuels.

Ces remarques nous ramènent évidemment au problème de la reconstitution de l'animal en fonction de sa piste, au problème morphologique.

3° Morphologie

La reconstitution de l'auteur d'une piste, nous l'avons dit, ne nous paraît pas intégralement possible. Dans la nature actuelle, on peut mettre un nom zoologique sur une piste, dans la mesure où les formes et les mœurs d'une faune nous sont connus (cf. p. ex. JAEGER, 1948). Dans le cas des fossiles, cette connaissance nous est refusée, puisque les facteurs utilisables sont précisément ceux qu'il s'agit d'établir : seule la comparaison avec des restes squelettiques assez complets et en bon état permettrait une réponse.

On peut cependant inférer de la seule étude d'une piste, avec quelque vraisemblance, un certain nombre d'éléments anatomiques.

a) LA LONGUEUR DU TRONC, c'est-à-dire la distance entre les centres des ceintures pectorale et pelvienne, paraît *a priori* l'un des moins incertains. Divers auteurs ont d'ailleurs réfléchi à ce problème. Ainsi LOTZE (1928) propose une formule :

$$T = 3/2 \sqrt{L^2 - l^2} + E \quad (1)$$

déjà plusieurs fois critiquée (KORN, 1929 ; ABEL, 1935). Comme ces derniers auteurs, et surtout par raison de commodité, nous préférons la méthode géométrique, inaugurée par SOERGEL (1925). L'une et l'autre méthodes ne fournissent d'ailleurs qu'un résultat approché car, outre la longueur du tronc, plusieurs paramètres, dont la valeur nous est inconnue, interviennent dans

(1) L = enjambée ; l = largeur de la piste ; E = distance entre les centres des empreintes antérieure et postérieure d'un couple.

Source : MNHN, Paris

la détermination des éléments métriques de la piste, seules données utilisables. Ce sont essentiellement : la longueur des membres et de leurs divers segments, la direction et l'amplitude des mouvements angulaires de ces membres et segments entre eux et par rapport au tronc : facteurs qui varient avec le mode de démarche, la rapidité de l'allure et même la fantaisie de l'animal (puisqu'à la différence d'une machine classique, les réactions varient en fonction des conditions internes et externes suivant le moment et le milieu).

Tout raisonnement doit tenir compte du fait que, pour un animal donné, donc pour une longueur donnée des membres, l'enjambée est d'autant plus longue et le couple d'autant plus disjoint que le tronc est plus long et l'allure plus lente, tandis que la largeur de la piste, au contraire, diminue avec la vitesse de l'allure. Mais la longueur (fonctionnelle) des membres est aussi (nous y reviendrons) une inconnue du problème, et c'est d'autre part un facteur ambigu, puisque variant lui-même en relation avec les autres éléments et avec le type de structure de l'animal.

Un raisonnement simple, mais approché (1), confirmé par des mesures sur les Urodèles actuels et leurs pistes, nous a amené à procéder comme suit. Ayant choisi une région de la piste où le pas est sensiblement égal à la moyenne, considérons les cinq empreintes, deux postérieures, trois antérieures, désignées par A à E sur la figure 47, et correspondant à deux phases théoriques successives, 1 et 2, du mouvement, qui diffèrent entre elles seulement, au niveau des autopodes, par la position de la patte antérieure gauche par exemple.

A la phase 1 (ABCD), le segment MM′, joignant les milieux des segments AB (empreintes postérieures) et CD (empreintes antérieures) représente à peu près la distance entre les ceintures à cet instant. Mais cette distance est, en fait, un peu plus courte que la longueur réelle du tronc (longueur interzonale), puisque l'animal est alors « contracté » (tronc arqué, aplombs des ceintures pectorale et pelvienne respectivement un peu en avant et un peu en arrière des points M′ et M). Au contraire, à la phase 2 (ABDE), le segment MM″, joignant les milieux des segments AB et DE, donne une valeur trop grande pour cette longueur interzonale puisque l'animal est alors « étendu » (tronc étiré, aplombs des ceintures en deçà des extrémités du segment MM″). La moyenne de ces deux longueurs $\frac{(MM' + MM'')}{2}$, soit la mesure du segment MI, doit être une bonne approximation de la longueur du tronc.

Si on nomme c la longueur du couple (de centre à centre) et e l'enjambée, on peut aussi évaluer la longueur MI de la façon suivante :

$$MM' = \frac{AD + BC}{2} = \frac{(e + c) + c}{2}$$

$$M'I = \frac{M'M''}{2} = \frac{e}{4}$$

(1) On pourrait sans doute serrer de plus près le problème en utilisant plus rigoureusement les analyses de GRAY sur la mécanique de la locomotion animale. Mais l'amélioration des résultats ne compenserait pas la complication du raisonnement.

Source : MNHN, Paris

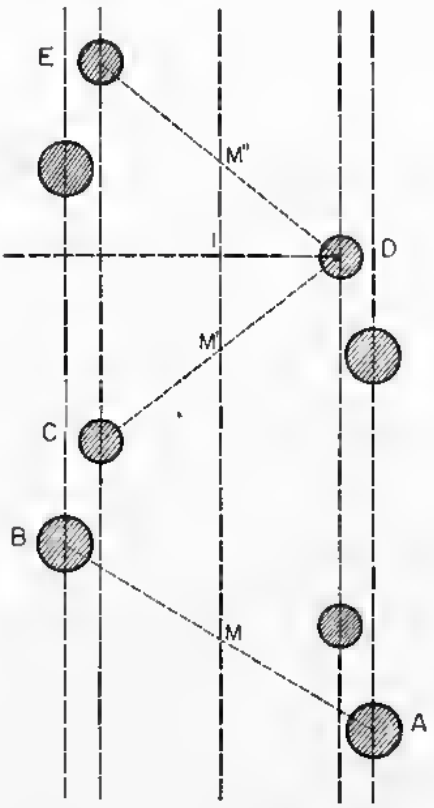


Fig. 47. — Eléments de la piste intervenant dans l'évaluation de la longueur du tronc suivant la méthode géométrique. (Les lettres sont celles utillsées dans le texte.)

D'où :

$$M1 = MM' + M'1 = \frac{2e + 4c}{4} + \frac{e}{4} = 3/4\ e + c$$

La largeur de la piste, non contenue dans cette formule, y figure indirectement en ce sens que le couple est d'autant plus serré que la piste est plus étroite pour un animal donné.

Il est cependant facile de remarquer que, si l'allure change, par exemple si l'enjambée s'allonge (la largeur de la piste diminuant corrélativement), la longueur du segment MI n'apparaît pas nécessairement constante, puisqu'elle dépend de la longueur de l'enjambée et de celle du couple. Mais, en fait, ces deux facteurs varient en sens inverse, l'amplitude d'extension des segments des membres augmentant avec la vitesse de l'allure. Nous nous sommes en tout cas contentés de cette approximation.

Source : MNHN, Paris

b) Autres éléments anatomiques.

La longueur des membres pose un autre problème délicat. Naturellement, la trace de la traînée du ventre indique des membres courts et relativement faibles. La position relative des traces des pieds et des mains fournit des indications utilisables. Par exemple, le fait que les traces des pattes antérieures soient plus rapprochées de l'axe que celles des pattes postérieures (surtout s'il s'accompagne d'une nette hétéropodie), traduit une brièveté relative (au moins fonctionnelle) du membre antérieur ; il en est de même, si les empreintes postérieures se trouvent situées plus près des antérieures (elles peuvent aller, sur nos pistes, jusqu'à les recouvrir partiellement). La signification des données métriques, comme l'enjambée, l'écartement antérieur ou postérieur, est en réalité fort complexe, car ces données dépendent, on l'a dit, de la position du membre et du mode de la locomotion, au moins autant que de la longueur des segments. Chaque cas demande donc une analyse complexe, dans laquelle la part des hypothèses et l'incertitude qui en résulte demeurent nécessairement assez considérables.

De l'autopode lui-même, on peut sans doute apprendre davantage, car c'est sa trace même qui est conservée. On peut ainsi, de l'importance relative des parties plantaire (ou palmaire) et digitale, de l'enfoncement relatif des diverses régions de l'empreinte, etc., conclure à la plantigradie, à la digitigradie, avec tous les intermédiaires, à l'endoclinie ou à l'exoclinie, etc. Renseignements dont on soulignera l'intérêt en remarquant que, très souvent, les éléments squelettiques des extrémités des formes fossiles sont mal connus ou que leurs connexions sont très difficiles à rétablir avec certitude. On a vu, par exemple, comment l'étude des pistes permettait d'écarter l'hypothèse de Morton sur le « pied primitif » transversal.

On se demandera encore s'il existe un rapport entre la position des extrémités dans la locomotion et l'allongement différentiel des divers rayons. Ainsi, les pattes lacertoïdes, très obliques par rapport à l'axe du mouvement, montrent un allongement caractéristique des doigts externes (IV et V), alors que les dinosauroïdes, dont l'axe est longitudinal, sont mésaxoniques.

Quant à la reconstitution de l'animal entier, les traces ne donnent évidemment aucune indication sur la région céphalique ; la traînée de la queue peut, en revanche, fournir une précision. Notons pourtant que le poids de la tête intervient comme élément du train antérieur et que, chez les Stégocéphales, où la tête est lourde et massive, les membres antérieurs sont nécessairement assez forts (homopodie, ou même hétéropodie inverse, comme dans les pistes *Diversipes* et *Serripes*). La queue se comporte dans la marche terrestre, tantôt (sans doute chez les formes les plus primitives) comme organe passif, traînant à l'occasion sur le sol, tantôt (chez des formes mieux adaptées) comme un balancier qui équilibre plus ou moins le poids de la partie arrière du tronc sur les « piliers » des membres postérieurs.

Source : MNHN, Paris

III. — REMARQUES SUR LA CLASSIFICATION DES PISTES DE TÉTRAPODES

Nous avons, dans l'introduction, indiqué sommairement, puis développé en tête de chaque chapitre, les caractères morphologiques des divers groupes de traces en question, groupes que nous avons repris, en simplifiant, à la classification de Nopcsa (1923). Notre but est ici d'évoquer en lui-même le problème de la classification pour tenter, avec l'appoint de notre étude, d'en justifier *a posteriori* les principes directeurs.

Les pistes de Tétrapodes constituent une catégorie bien délimitée de traces. Si, comme le font la plupart des auteurs (cf. surtout Krejci Graf, 1932 ; Abel, 1935 ; Seilacher, 1953 ; Lessertisseur, 1955), on adopte pour le classement des traces en général le critère écologique, elles entrent sans ambiguité dans le groupe « traces de locomotion terrestre » (Krejci Graf) ou « *Repichnia* » (Seilacher). Contrairement à cet auteur, nous estimons cependant que le critère (anatomique) du nombre des appendices doit permettre de faire ici une catégorie à part pour laquelle on pourrait reprendre le terme « Tétrapodichnites » proposé par Hitchcock (1841).

L'état actuel de l'ichnologie ne permet pas, on l'a dit, de proposer à l'intérieur de ce groupe, une classification certaine. On s'en tiendra à la reconnaissance et à la discussion des critères utilisables, et aux quelques directives ainsi suggérées.

Les indications précédentes suffisent à écarter d'abord le principe d'une classification proprement zoologique : d'une part, l'auteur d'une trace est le plus souvent inconnu ou incertain, d'autre part, un même animal peut, par des activités variées, laisser des traces diverses (marche et nage, marche et course...).

On ne peut trop attendre non plus des données purement morphologiques. Même dans des conditions assez homogènes d'époque et de gisement (p. ex. Trias de la vallée du Connecticut, ou Permien de la région de Lodève), les empreintes se révèlent si variées de forme qu'elles défient la distinction d'un petit nombre de types. C'est ainsi que Lull (1953) reconnaît dans les traces de Reptiles du Trias du Connecticut treize groupes ; encore sont-ils hétérogènes et leur définition bien vague.

Il faut donc nécessairement tenter de combiner les caractères proprement morphologiques de la trace avec ce que nous pouvons savoir de leur signification anatomique ou fonctionnelle. Ainsi la quadrupédie ou la bipédie, les rapports métriques entre les divers éléments de la piste, le nombre de doigts, leur longueur relative, etc., peuvent être utilement invoqués. Encore doit-on savoir les ordonner (mais ceci est vrai de toute classification) en fonction de leur signification, c'est-à-dire leur attribuer une valeur relative. Ici prennent leur importance les remarques précédentes (malheureusement très sommaires en l'état de nos connaissances) sur la cinématique de la marche terrestre.

Source : MNHN, Paris

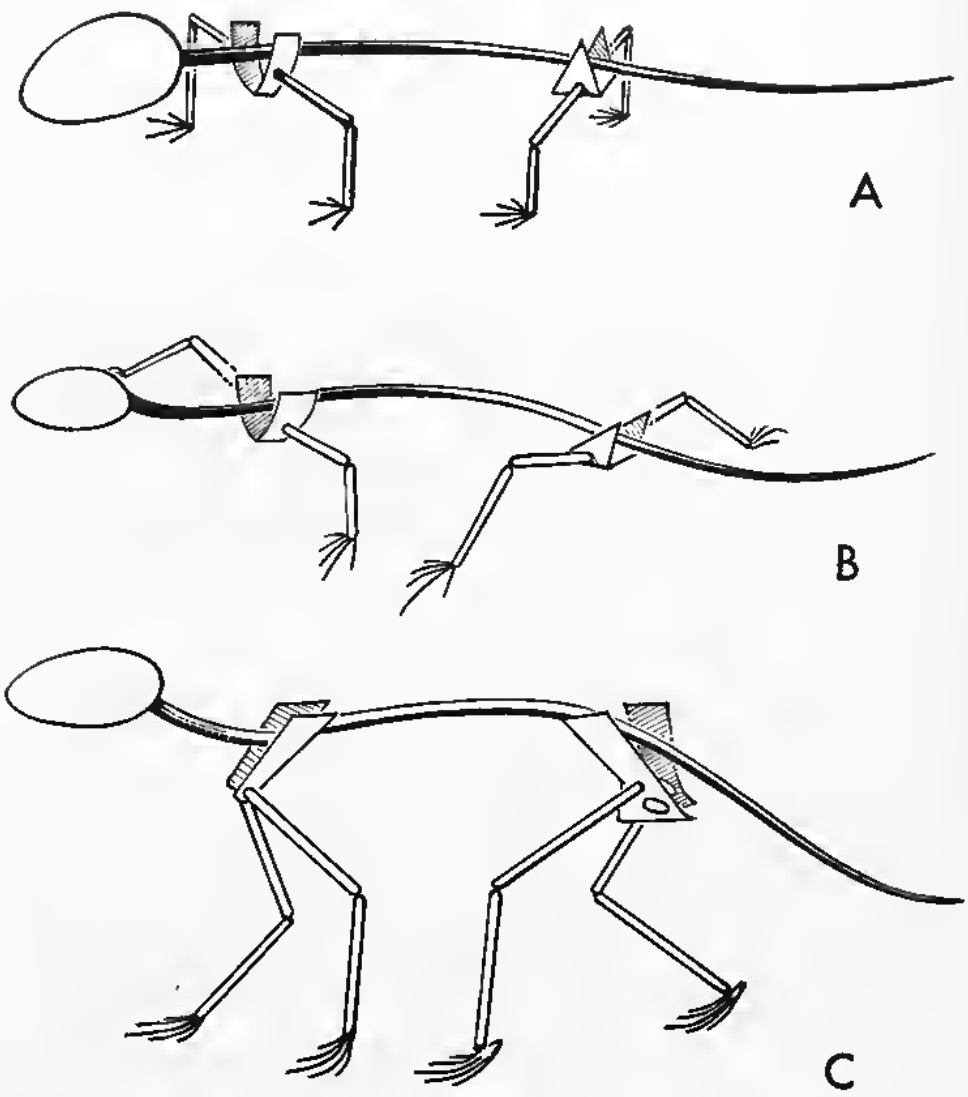


Fig. 48. — Schémas des trois types de membres (et de démarches) chez les Tétrapodes, selon Vialleton.
A : membres transversaux (semi-rampants) ; B : membres horizontaux (rampants); C : membres para-sagittaux ou verticaux (marcheurs).

Membres semi-rampants ou transversaux, rampants ou horizontaux, marcheurs ou parasagittaux (nous employons les termes de Vialleton) paraissent être les trois grandes modalités de l'évolution de la démarche (fig. 48), suivant lesquelles il faut par conséquent effectuer les coupures principales. Nous avons admis qu'elles correspondent en gros aux traces

Source : MNHN, Paris

nommées par NOPCSA « stégocéphaloïdes » et « lacertoïdes » pour les deux premières, et, d'autre part, à un ensemble hétérogène comprenant surtout les « dinosauroïdes » et, dans une certaine mesure, les « théromorphoïdes », pour la troisième. Mais nous nous sommes refusés à distinguer davantage, comme le fait NOPCSA, parce qu'on a déjà souvent bien du mal à faire entrer objectivement telle trace dans tel groupe. Nous n'avons donc pas conservé les termes « salamandroïde » (compris dans « stégocéphaloïde »), « rhynchosauroïde » (compris dans « lacertoïde »), « crocodiloïde » (à signification discutable).

Nous ne nous dissimulons pas l'arbitraire et surtout l'insuffisance de ce classement, dont le seul mérite est peut-être la simplicité. Les groupes qu'on y distingue sont en fait hétérogènes. Le premier est défini par rapport à un état initial, les deux autres, par rapport à un état final. Aucun ne correspond rigoureusement à un groupe zoologique donné, et tous les intermédiaires existent entre les types I et II, d'une part, I et III, d'autre part (le type théromorphoïde représente précisément un cas intermédiaire). Le groupe III est très disparate, puisqu'il contient des formes aussi variées que les Dinosaures et les Mammifères, qui n'ont guère en commun que la tendance au redressement des membres ; il serait donc nécessaire de le subdiviser, ce qui impliquerait une étude comparée de l'anatomie des membres et de la démarche dans les divers phylums des Reptiles, Oiseaux et Mammifères (quelle est, par exemple, la signification du pied des Tortues ou des Crocodiles ?) ; mais cette étude ne s'imposait pas ici, puisqu'à l'époque considérée cette diversification n'est pas accomplie. Enfin certaines traces n'entrent avec vraisemblance dans aucun de ces types (cf. notre groupe IV).

Quoiqu'il en soit de ces difficultés, dues à la fois à la nature du sujet et à l'insuffisance manifeste de nos connaissances d'anatomie fonctionnelle, il nous a paru plus profitable d'ébaucher une analyse que d'en esquiver les principes, comme on peut toujours le faire en pareil cas, en demeurant à un niveau purement descriptif. Nous sommes persuadés qu'une étude plus précise des conditions anatomiques et mécaniques de la locomotion terrestre permettra d'aller plus avant dans cette voie.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Au cours de trois séries de fouilles (1959 à 1961) les auteurs ont dégagé des pistes fossiles de Tétrapodes dans les grès permiens (essentiellement saxoniens) de la région de Lodève (Hérault). A ce matériel s'est ajouté celui récolté par M. F. ELLENBERGER.

On a nommé, décrit, figuré et classé suivant leur groupe ichnologique dix-sept sortes de pistes (les principales et les plus complètes) d' « espèces » différentes, très variées de type et de taille : empreintes de pieds de quelques millimètres à 30 cm, enjambées de 5,5 à 120 cm. La plupart doivent être rapportées à des Stégocéphales, quelques-unes à des Reptiles.

Ces animaux vivaient autour d'étangs ou de lagunes peut-être temporaires, dans un faciès plutôt « méditerranéen » que franchement désertique.

A l'occasion de ces descriptions sont évoqués et discutés les principes, les buts et les méthodes de la science des traces ou ichnologie, dans les limites de l'étude des pistes de Tétrapodes fossiles.

La classification des traces doit tenir compte plutôt du mode de locomotion qu'elles révèlent, que de l'appartenance zoologique supposée de leur auteur. La classification de NOPCSA (1923) est reprise et simplifiée. On s'est efforcé de faire coïncider ses trois groupes principaux (stégocéphaloïde, lacertoïde, théromorphoïde-dinosauroïde) avec les trois types de membres (transversaux ou semi-rampants, horizontaux ou rampants, verticaux ou marcheurs) reconnus parmi les Vertébrés terrestres depuis VIALLETON (1924).

Les pistes fossiles du Permien de Lodève livrent en effet quelques indications sur les processus locomoteurs chez les Tétrapodes primitifs. Tous indiquent une démarche quadrupède et alternée (diagonale).

Dans le type stégocéphaloïde, le plus abondant, les extrémités, contrairement à l'hypothèse de GREGORY et de MORTON, n'étaient pas dirigées transversalement, mais parallélement à l'axe de la marche, ou même en légère adduction, ce qui est conforme aux idées plus récentes de ROMER et de SCHAEFFER. Le ventre ne traînait généralement pas sur le sol, mais la queue pouvait imprimer sa traînée, soit rectiligne, soit onduleuse. La main, à peu près égale au pied, est assez souvent mieux marquée que lui, ce qui correspond à un train antérieur lourd. L'allure était semi-plantigrade, les articulations basipodiennes fonctionnant comme des charnières souples, avec prédominance probable du joint distal. La main et le pied étaient relativement symétriques (mésaxoniques ou paraxoniques), les doigts plutôt courts, de largeur variable, terminés tantôt par des griffes, tantôt par des pelotes.

A partir de ce type, correspondant à la majorité des Amphibiens et aux Reptiles les plus primitifs, l'hétéropodie s'accentue au profit de l'extrémité postérieure. Deux modes principaux semblent diverger, correspondant à des membres soit plus horizontaux, soit plus verticaux. Cependant, peu de pistes apportent des indications en ce sens, sans doute parce que la diffé-

Source : MNHN, Paris

renciation des membres n'est pas encore, dans l'ensemble, assez avancée à cette époque.

Dans le premier mode (lacertoïde), le pied devient plus transversal, les doigts externes, surtout le quatrième, s'allongent. Dans le second (thèromorphoïde ; il n'y a pas encore de vrai « dinosauroïde »), le pied, qui demeure parasagittal, se fait plus court et plus massif, la démarche franchement plantigrade ; le cas le plus spectaculaire est représenté par d'énormes empreintes rondes *(Bronlopus)*, que nous rapportons avec doute à des Paréiasaures ; dans d'autres cas plus curieux, s'observe la distinction des doigts en deux groupes fonctionnels, soit au pied soit à la main.

Cette étude n'apporte aucun renseignement sur l'éventualité d'un type de membres plus primitif que celui des Stégocéphales et des Urodèles. Quelques expériences ont été effectuées sur des représentants actuels de ce dernier groupe.

*
* *

Nous n'avons pas prétendu constituer une somme : beaucoup d'autres recherches devront être faites, même sur les pistes de la région de Lodève, dont l'étude n'est ici qu'ébauchée. Nous souhaitons seulement avoir montré que l'ichnologie, science depuis trop longtemps négligée ou méconnue en France, pouvait apporter une contribution originale à l'un des aspects les plus attachants de l'étude des fossiles : la paléobiologie.

Laboratoires de Paléontologie et d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, 1962.

Source : MNHN, Paris

OUVRAGES CITÉS

ABEL (O.), 1919. — Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin.

ABEL (O.), 1930. — Beiträge zur Kenntnis der Angpassungserscheinungen der distalen Hinterfussmuskulatur der Saügetiere... *Morphol. Jahrb.*, 44, p. 558.

ABEL (O.). 1935. — Vorzeitliche Lebensspuren. Jena (Fischer).

ABRARD (R.), 1948. — Géologie de la France. Paris, (Payot).

BAIRD (D.), 1950. — Revision of the pennsylvanian and permian footprints *Limnopus*, *Allopus* and *Baropus*. *Bull. geol. Soc. Amer.*, 61, p. 1442 (*Id.*, *J. Pal.*, 1952, 26, p. 832).

BAIRD (D.), 1957. — Triassic reptile footprints faunules from Milford (N. J.) *Bull. Mus. comp. Zool.*, p. 449.

BARCLAY (O. R.), 1946. — The mechanics of amphibian locomotion. *J. exp. Biol.*, 23, p. 177.

BARTHEZ (J.), 1798. — Nouvelle mécanique des mouvements de l'Homme et des Animaux. Carcassonne.

BECKLES (S. H.), 1854. — On the *Ornithoides* of the Wealden. *Quart. J. geol. Soc. London*, 10, p. 456.

BORELLI, 1680. — *De motu animalium*. Rome.

BUCKLAND, 1828. — Notes sur des traces de Tortues observées dans le grès rouge. *Ann. Sc. nat.*, 13.

CASTER (K. E.), 1938. — A restudy of the tracks of *Paramphibius* Willard. *J. Pal.*, 12, p. 3.

COLBERT (H. E.) et SCHAEFFER (B.), 1947. — Some mississipian footprints from Indiana. *Am. J. Sc.*, 245, p. 614.

DAWSON (J. W.), 1862. — On the footprints of *Limulus* as compared with the *Protichnites* of the Potsdam sandstone. *Canad. Natur.*, 7, p. 271.

DEECKE (W.), 1923. — Die Fossilisation. Berlin (Borntraeger).

DELAGE (A.), 1912. — Empreintes de pieds de grands Quadrupèdes dans le Permien inférieur de l'Hérault. Montpellier 1912.

DOLLO (L.), 1905. — Les allures des Iguanodons d'après les empreintes des pieds et de la queue. *Bull. Sc. Fr. Belg.*, 40, 12 pages.

DOUBINGER (J.) et HEYLER (D.), 1959. — Note paléontologique sur le Permien de Lodève et de Bourbon-l'Archambault. *Bull. Soc. géol. Fr.* (7), 1, p. 304.

DUCHENNE (G. B.) dit DE BOULOGNE, 1867. — Physiologie des mouvements. Paris (trad. angl., Philadelphie, 1949).

DUNCAN, 1828. — An account of the tracks and footmarks found impressed on sandstone in the quarry of Corncockle Muir. *Trans. roy. Soc. Edimb.*, 11.

EFREMOV (J. A.), 1940. — Taphonomy, a new branch of Paleontology. *Bull. Ac. Sc. U.R.S.S.*, p. 405 (en russe).

ELLENBERGER (F. et P.), 1959. — Quelques pistes de Vertébrés du Permien inférieur de Lodève. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 248, p. 437.

GABOUNIA (L. K.), 1951. — Sur des traces de Dinosauriens du Crétacé inférieur de la Géorgie occidentale. *C. R. Ac. Sc. U.R.S.S.*, 81, p. 917 (en russe).

GÖTZINGER (G.) et BECKER (H.), 1932. — Zur geologischen Gliederung des Wienerwaldflysches. *J. geol. Bundesanst. Wien.*, 82.

GÖTZINGER (G.) et BECKER (H.). 1934. — Neue Fährtenstudien im ostalpinen Flysch. *Senckenb.*, 16, p. 177.

GRAY (J.), 1944. — Studies in the mechanics of the Tetrapod skeleton. *J. exp. Biol.*, 20, p. 88.

GRAY (J.), 1955. — Comment se meuvent les animaux (trad. fr.). Paris, Dunod.

GREGORY (W. K.), 1912. — Notes on the principles of quadrupedal locomotion. *Ann. N. Y. Ac. Sc.*, 22, p. 267.

GREGORY (W. K.), 1915. — Present status of the problem of the origin of the

Source : MNHN, Paris

Tetrapoda, with special reference to the skull and paired limbs. *Id.*, 26, p. 317.

Gregory (W. K.), 1937. — The bridge that walks, the story of Nature's most successful design. *Nat. Hist.*, 39, p. 33.

Haughton (S. H.) et Boonstra (L. D.), 1920. — Pareiasaurian studies VI : The osteology and myology of the locomotor apparatus. *Ann. Sth. Afr. Mus.*, 28, p. 297.

Heyler (D.), 1957. — Révision des *Branchiosaurus* de la région d'Autun. *Ann. pal.*, 43.

Heyler (D.) et Lessertisseur (J.), 1962. — Remarques sur les allures des Tétrapodes paléozoïques d'après les pistes du Permien de Lodève. *Colloque C.N.R.S.*, Paris, 1961, p. 123.

Hickling (G.), 1909. — British Permian Footprints, *Mem. Proc. Manch. Litt. Phil. Soc.*, 53, n° 22, p. 1.

Hitchcock (E.), 1836. — Ornithichnology, description of the footmarks of Birds *(Ornithichnites)* on the New Red Sandstone of Massachussets. *Am. J. Sc.*, 29, p. 307.

Hitchcock (E.), 1856. — Ichnology of New-England, a report on the sandstone of the Connecticut valley, especially its fossil footmarks. Boston (suppl. 1865).

Hitchcock (E.), 1863. — New facts and conclusions respecting the fossil footmarks of the Connecticut Valley. *Amer. J. Sc.*, 36, p. 46.

Jeager (E.) 1948. — Tracks and trailcrafts. New York (Macmillan C°).

Kaup, 1835. — Ueber Tierfährten von Hildburghausen. *N. Jahrb. f. Min.*

Korn (H.), 1933. — Eine für die Kenntnis der Cotylosaurier des deutschen Perms bedeutsame Schwimmfährte von Tambach. *Palãobiol.*, 5, p. 169.

Krejci-Graf (K.), 1932. — Definition der Begriffe Marken, Spuren, Fährten, Bauten, Hieroglyphen und Fukoiden. *Senckenb.*, 14, p. 19.

Lapparent (A. F. de) et Lavocat (R.), 1955. — *Dinosauria*, ichnologie. *In* Piveteau, *Traité de Paléontologie*, 5, p. 110. Paris, (Masson).

Lessertisseur (J.), 1955. — Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. *Mem. Soc. Géol. Fr.*, 34, n° 74.

Lilienstern (H. R. von), 1939. — Fährten und Spuren im Chirotheriumsandstein von Südthüringen. *Forlschr. d. Geol. u. Pal.*, 12, p. 291.

Lorenz (J.), Demathieu (G. G. et P.), 1962. — Découverte d'empreintes de pas de reptiles dans le trias du plateau d'Antully. *Bull. Soc. Hisl. nat. Aulun (l'Eduen)*, n° 22, p. 9.

Lotze (F.), 1928. — Die Tambacher-*Sphaerodaclylumfährlen. Pal. Zeitsch.*, 9, p. 170.

Lull (R. S.), 1915 et 1953. — Triassic life of the Connecticut valley. *Bull. geol. nal. Hist. Surv. Conn.*, n° 24 et n° 81.

Marey (E. J.), 1873. — Le mécanisme animal. Paris.

Matthew (G. F.), 1903. — Attempt to classify batrachian footprints of the Carboniferous. *Proc. Trans. roy. Soc. Canada.*

Moodie (R. L.), 1913. — Vertebrate footprints from the lower Permian of Kansas. *Amer. J. Sc.* (4), 35, p. 31.

Moodie (R. L.), 1929. — Vertebrate footprints of Red Beds of Texas. *Id.* (5), 15, p. 352.

Morton (D. J.), 1926. — Notes on the footprints of *Thinopus antiquus. Amer. J. Sc.*, (5), 12, p. 409.

Morton (D. J.), 1935. — The human foot. Columbia (Univ. Press).

Müller (A. H.), 1951. — Grundlage der Biostratonomie. *Abh. deutsch. Ak. Wiss, Berlin*, n° 3.

Nathorst (A. G.), 1881. — Om spar af Nagra evertebrerade djur m. m. och delas paleontologiska betydelse. *Vet. Ak. Handl.*, 18, n° 7.

Nathorst (A. G.), 1886. — Nouvelles observations sur les traces d'animaux et autres phénomènes d'origine purement mécanique décrits comme algues fossiles. *Vet. Ak. Handl.*, 21, n° 14.

Source : MNHN, Paris

NOPCSA (F.), 1923. — Die Familien der Reptilien. *Forschr. Geol. u. Pal.*, 2, p. 1.
ORBIGNY (A. d'), 1949. — Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphique. Paris.
PACKARD (A. S.), 1900. — On supposed merostomatous and other paleozoic Arthropod trails. *Amer. Ac. Arts Proc.*, 36, p. 63.
QUENSTEDT (W.), 1934. — Fossil, Fossilien, Fossilisations processe. *Hanlw. d. Naturw.*, 2, n° 4.
RICHTER (R.), 1935-36. — Marken und Spuren im Hunsrückschiefer. *Senckenb.* 17, p. 244 ; 18, p. 215.
ROGER (J.), 1952. — La fossilisation. *In Piveteau*, Traité de Paléontologie, 1, p. 13.
ROMER (A. S.), 1922. — The locomotor apparatus of certain primitive and Mammal-like Reptiles. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 46, p. 517.
ROMER (A. S.), 1956. — Osteology of the Reptiles. Chicago (Univ. Press).
ROMER (A. S.), et BYRNE (F.), 1931. — The pes of *Diadectes*, notes on the primitive Tetrapod limb. *Paleobiol.*, 4, p. 25.
ROUVILLE (P. G. de), 1894. — L'Hérault géologique. Montpellier.
SCHAEFFER (B.), 1941. — The morphological and functional evolution of the Tarsus in Amphibians and Reptiles. *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, 78, p. 395.
SCHMIDT (H.), 1927. — Fährten der ältesten Saurier. *Nat. u. Mus.*, 57, p. 520.
SCHMIDTGEN (O.), 1928. — Fährten von Insekten und Wirbeltieren im Perm von Nierstein am Rhein. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*, 78, p. 35.
SEILACHER (A.), 1953. — Studien zur Palichnologie. I : Ueber die Methoden der Palichnologie. *N. Jahrb. Geol. Pal.*, 96, p. 421.
SEILACHER (A.), 1954. — Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren. *Zeitschr. d. Geol. Ges.*, 105, p. 224.
SOERGEL (W.), 1925. — Die Fährten der *Chirotheria*, eine paläontologische Studie. lena (Fischer).
STEBBINS (R. C.), 1947. — Tail and foot action in the locomotion of *Hydromuntes platycephalus*. *Copeia*, 1947, n° 1, p. 1.
THALER (L.), 1962. — Empreintes de pas de Dinosaures dans les dolomies du Lias inférieur des Causses. *C. R. som. Soc. Géol. Fr.*, 1962, n° 7, p. 190.
THÉVENIN (A.), 1910. — Les plus anciens quadrupèdes de France. *Ann. Pal.*, 5, p. 1.
TYLOR (A.), 1862. — On the footprints of Iguanodon lately found at Hastings. *Quart. J. geol. Soc. London*, 18, p. 247.
VIALOV (O. S.) et FLEROV (K. K.), 1953. — Nouvelles découvertes de pistes de Vertébrés dans le Miocène de la région précarpathique. *Bull. Natur. Moscou*, géol., 29, p. 103 (en russe).
VIALLETON (L.), 1924. — Membres et ceintures des Vertébrés tétrapodes. Paris (Doin).
WATSON (D.M.S.), 1917. — The evolution of the Tetrapod shoulder girdle and fore limb. *J. anat. London*, 52, p. 1.
WATSON (D.M.S.), 1926. — The evolution and origin of the Amphibia. *Phil. Trans. roy. Soc. London* (B), 214, p. 189.
WEBER (E. et W.), 1836. — Mechanik der menschlichen Gewerkzeuge. Göttingen.
WILLARD (B.), 1935. — Chemung tracks and trails from Pennsylvania. *J. of. Pal.*, 9, p. 43.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS 125

INTRODUCTION 126

I. GROUPE STÉGOCÉPHALOÏDE 140
1. Genre *Diversipes* 140
2. — *Foliipes* 144
3. — *Devipes* 145
4. — *Crenipes* 147
5. — *Acutipes* 150
6. — *Strictipes* 151
7. — *Nanipes* 153
8. — *Serripes* 155
9. — Traces non nommées 157

II. GROUPE LACERTOÏDE 163
1. Genre *Auxipes* 164
2. Traces non nommées 168

III. GROUPE THÉROMORPHOÏDE 171
1. Genre *Cyclopus* 171
2. — *Brontopus* 175

IV. PISTES *incertae sedis* 177
1. Genre *Opisthopus* 177
2. — *Distopus* 186
3. — *Cyrtopus* 188
4. — Traces non nommées 190

CONCLUSION SUR LES TÉTRAPODES PERMIENS DE LA RÉGION DE LODÈVE 193

DISCUSSION GÉNÉRALE 196
I. Signification géologique des traces 196
II. Signification zoologique des traces 198
III. Remarques sur la classification des pistes de Tétrapodes 213

RÉSUMÉ 216

BIBLIOGRAPHIE 218

Achevé d'Imprimer le 25 mars 1963

Printed in France. *Le Directeur-Gérant :* Prof. E. SÉGUY.

PIERRE ANDRÉ, IMP., 244 BOULEVARD RASPAIL, PARIS, 14.
Dépôt légal : 1er trimestre 1963

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

Planches

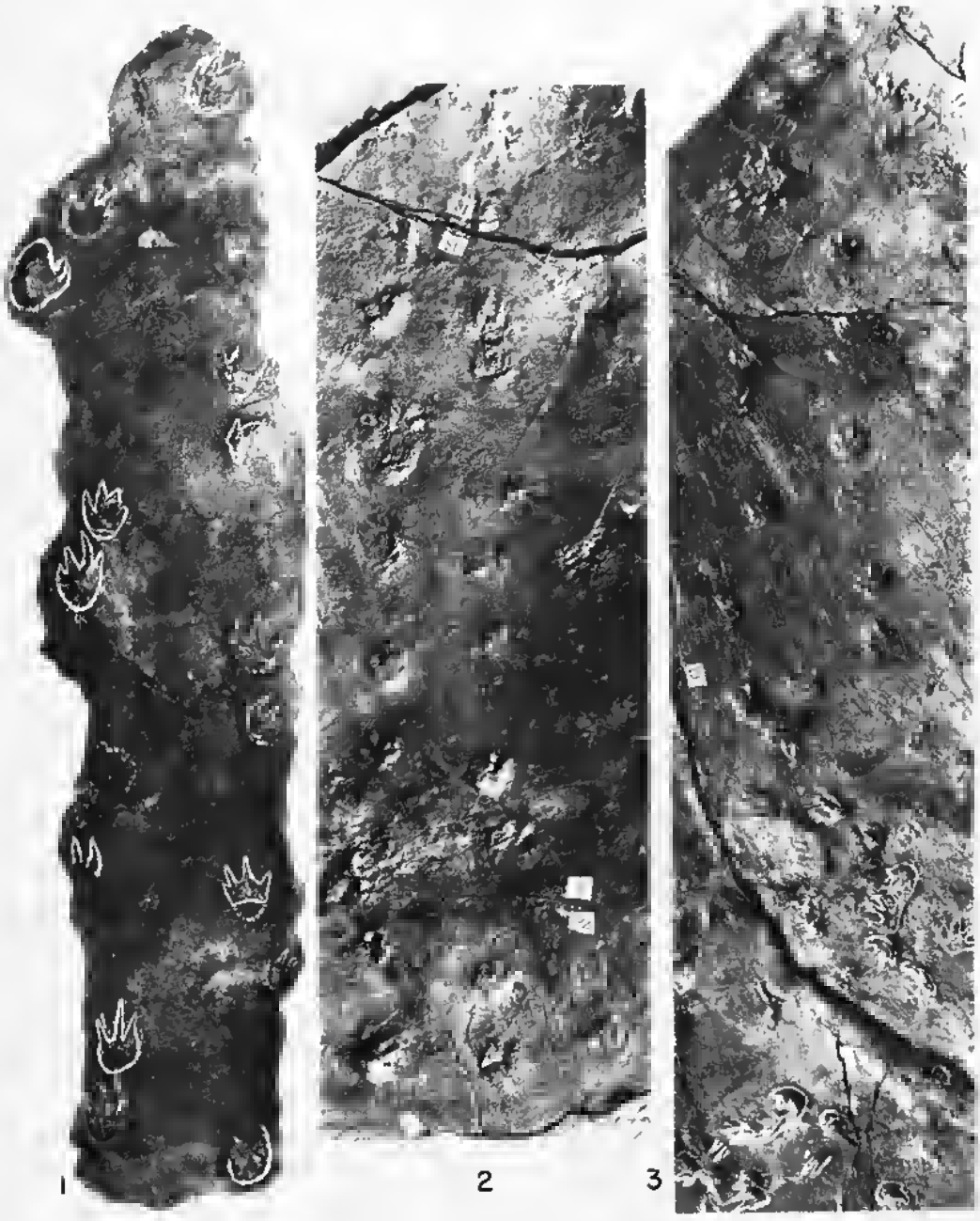
Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

FIG. 1. — *Foliipes abscisus*, plastotype. Gisement G3. (× 3/10 env.)

FIG. 2 et 3. — *Diversipes proclivis*, cotypes, plaque VII. Gisement G2. (× 3/10 env.)

Source : MNHN, Paris



1 2 3

TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

FIG. 1 et 2. — *Devipes caudatus*, type (à g., le moulage; à dr., l'original, photographié sur le terrain par M. KRUSEMAN). Gisement G7. (× 2/5 env.)

FIG. 3. — *Strictipes regularis*, plastotype. Gisement G3. (× 1/4 env.)

Source : MNHN, Paris

1

2

3

BIBL. DU
MUS. D'HIST.
NATUR.

TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

Source : MNHN, Paris

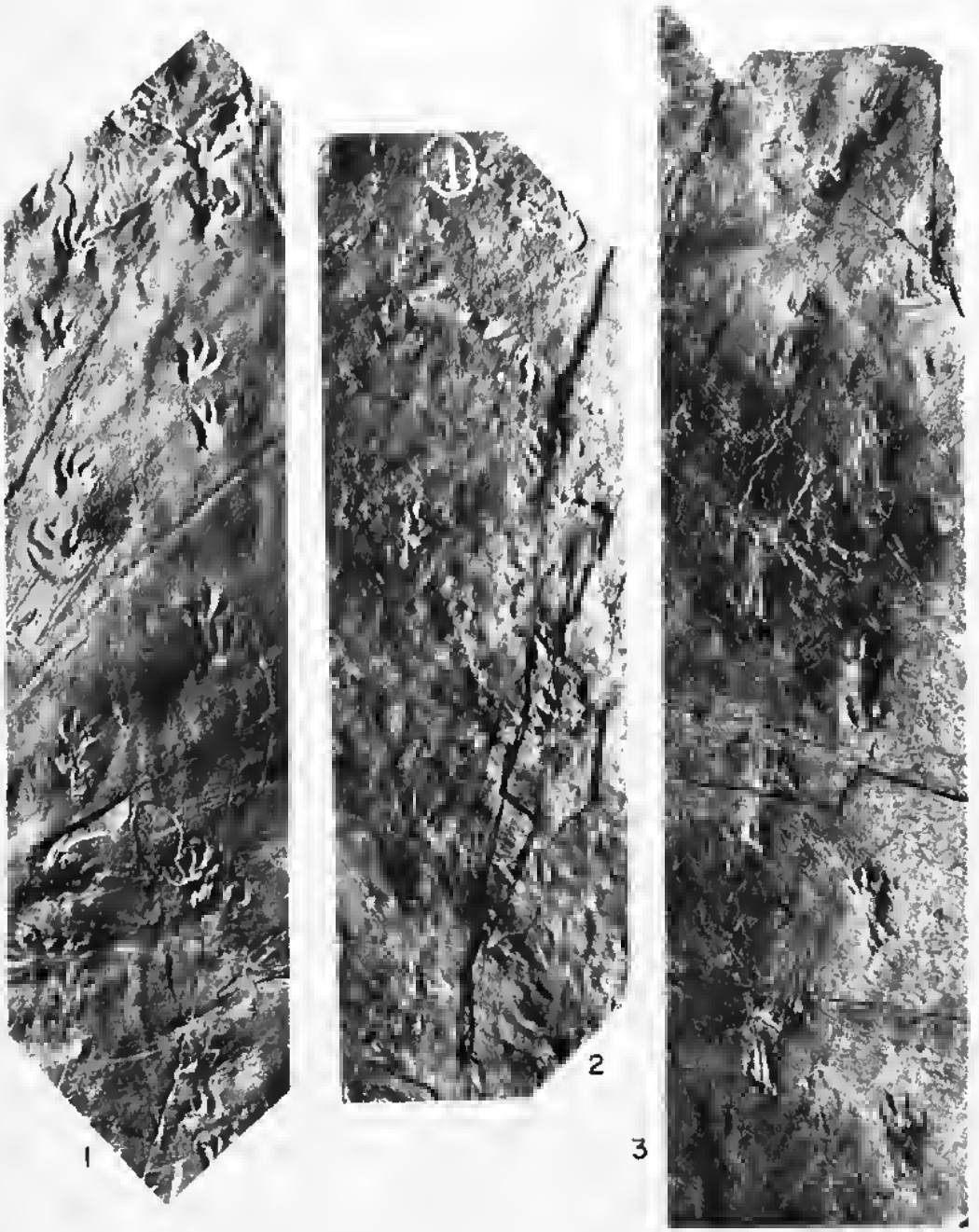
PLANCHE III

FIG. 1. — *Crenipes abscurvus*, type, plaque C. Gisement G2 (coll. F. ELLENBERGER). (× 2/5 env.)

FIG. 2. — *Crenipes abrectus*, type, plaque B. Gisement G2 (coll. F. ELLENBERGER). (× 2/5 env.)

FIG. 3. — *Acutipes decessus*, type, plaque VII. Gisement G2. (× 1/3 env.)

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

FIG. 1. — Couple d'empreintes stégocéphaloïdes non nommées, échantillon n° 3, plaque G'. Gisement G2. (× 4/5 env.)

FIG. 2. — Empreinte stégocéphaloïde non nommée, échantillon n° 5 (coll. GARRIC). Sans indication de gisement (Autunien ?). (× 1/2 env.)

FIG. 3. — *Nanipes minutus*, type, plaque Fd, gisement G4 (coll. KRUSEMAN). (× 1/3 env.)

FIG. 4. — *Serripes pectinatus*, type, plaque M. Gisement G2. (× 1/2 env.)

Source : MNHN, Paris

TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

Fig. 1. — Grosses empreintes stégocéphaloïdes non nommées, échantillon n° 4. Gisement G3. (× 1/8 env.)

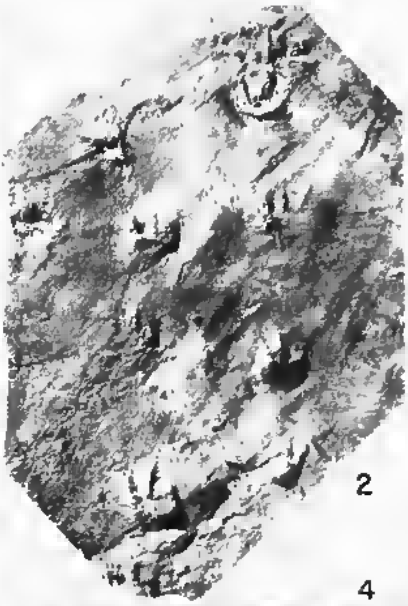
Fig. 2. — Piste stégocéphaloïde, aff. *Diversipes*, plaque D. Gisement G2. (× 1/3 env.)

Fig. 3. — Pistes stégocéphaloïdes non nommées, avec trace du ventre, échantillon n° 1, plaque G. Gisement G2 (× 1/5 env.)

Fig. 4. — Piste stégocéphaloïde non nommée, avec trace du ventre, échantillon n° 1, plaque Q. Gisement G3. (× 2/9 env.)

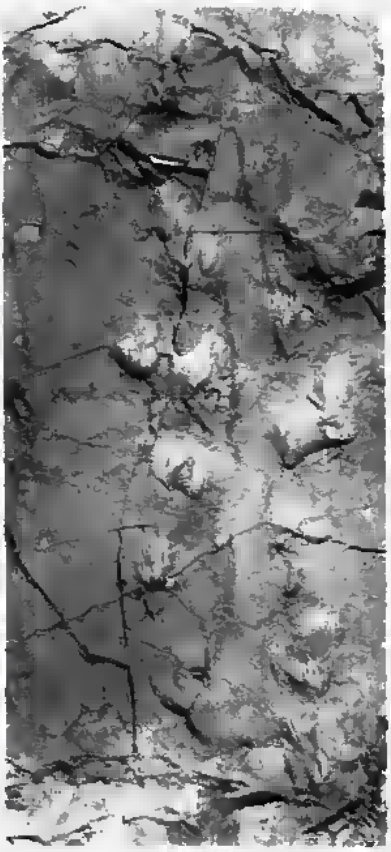
Source : MNHN, Paris

1


2

3

4



TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

Traces lacertoïdes

Fig. 1. — Fragment de piste lacertoïde, non nommée, échantillon nº 3, plaque K1. Gisement G4 (coll. Kruseman). (× 1/2 env.)

Fig. 2. — Couple d'empreintes lacertoïdes, non nommées, échantillon nº 1. Gisement G1 (coll. Ellenberger). (× 3/5 env.)

Fig. 3. — Traces à tendance lacertoïde, aff. *Auxipes major*, plaque Fb. Gisement G4 (× 1/2 env.)

Fig. 4. — Couple d'empreintes lacertoïdes (?), échantillon nº 2, plaque O3. Gisement G2. (× 1/2 env.)

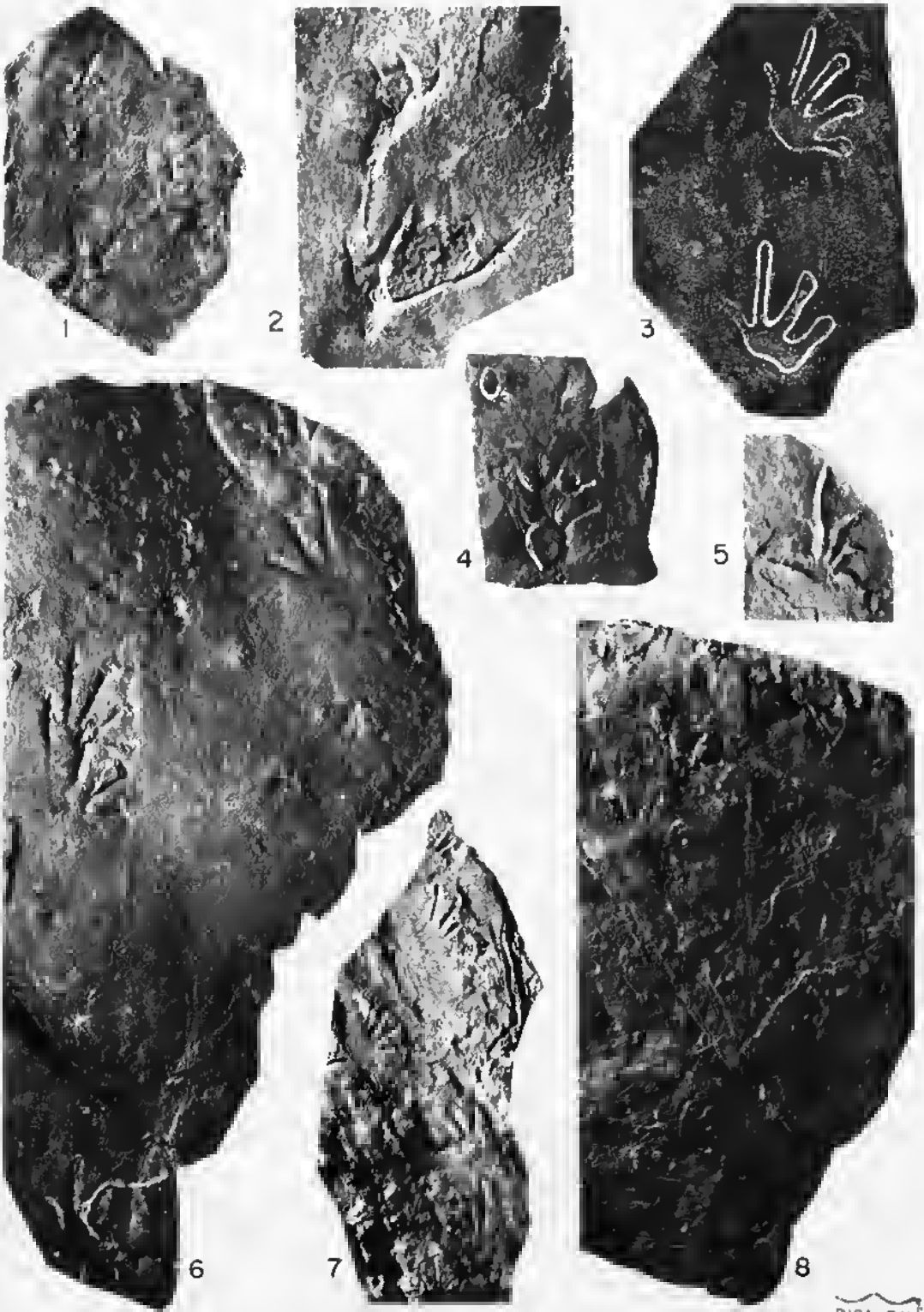
Fig. 5. — Trace lacertoïde non nommée, échantillon nº 4. Gisement G1 (coll. et phot. F. Ellenberger). (× 1/2 env.)

Fig. 6. — *Auxipes major*, type, plaque Fc. Gisement G4. (× 1/2 env.).

Fig. 7. — Aff. *Auxipes minor*, plaque F. Gisement G4. (× 1/3 env.)

Fig. 8. — *Auxipes minor*, type, plaque N. Gisement G2. (× 9/20).

Source : MNHN, Paris



TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Cyclopus æqualis, plastotype. Gisement de Lunas. (× 1/10 env.)

Source : MNHN, Paris

TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

Traces théromorphoïdes

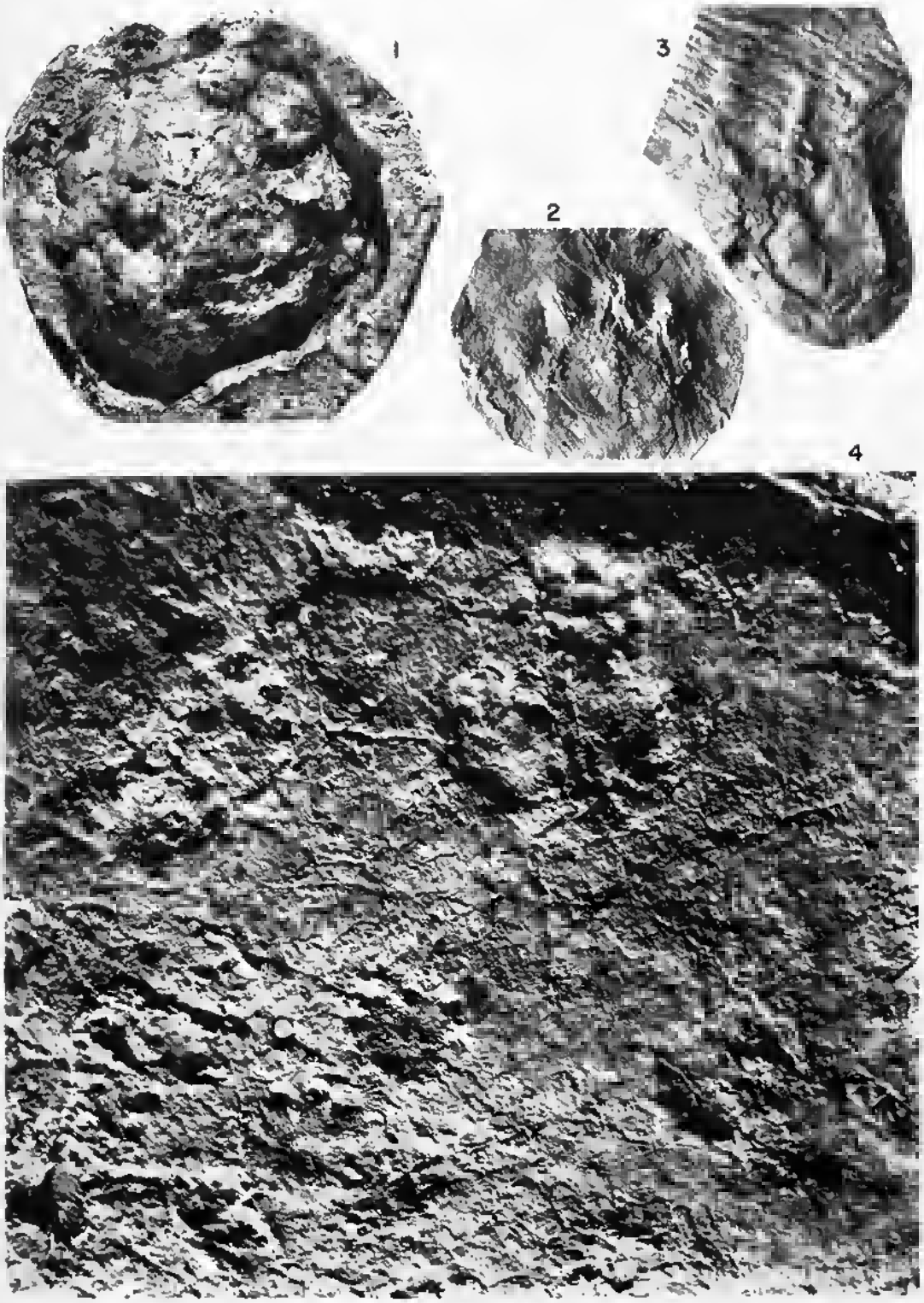
Fig. 1. — *Brontopus giganteus*, moulage d'une empreinte postérieure, plastotype. Gisement G5. (× 1/7 env.)

Fig. 2. — Aff. *Cyclopus*, moulage d'une empreinte. Gisement de Lunas, plaque B. (× 2/7 env.)

Fig. 3. — Aff. *Cyclopus*, contre-empreinte naturelle. Gisement de Lunas, plaque A. (× 2/7 env.)

Fig. 4. — *Cyclopus æqualis*, l'original du type, photographié sur le terrain par F. Ellenberger. (× 1/7 env.)

Source : MNHN, Paris



TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

Opisthopus ellenbergeri, type. Gisement G1, coll. F. ELLENBERGER

FIG. 1. — Envers de la trace 0 (× 1/4 env.)

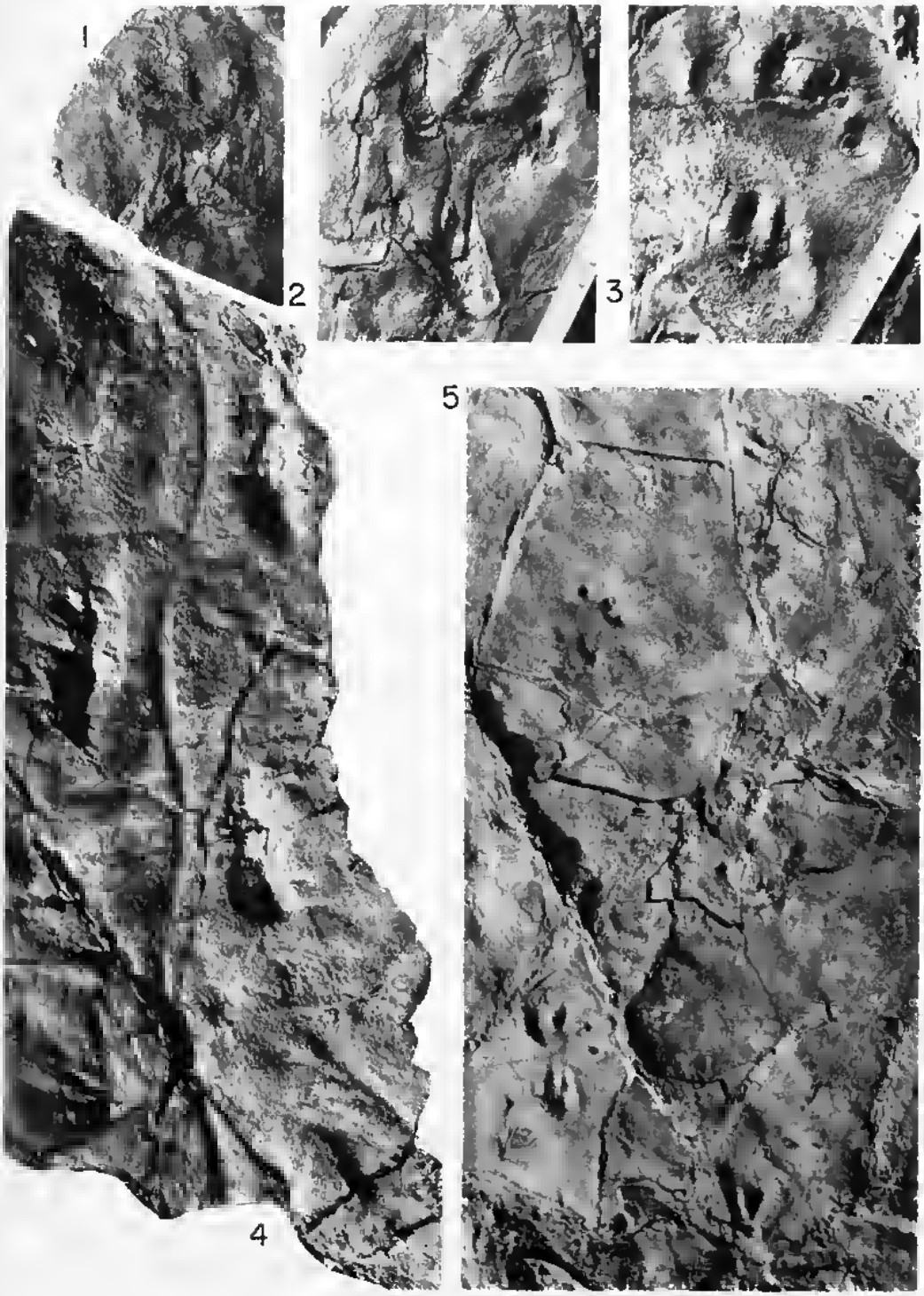
FIG. 2. — Sous-trace 1'. (× 1/3 env.)

FIG. 3 — Sous-trace de deuxième ordre 1'' (× 1/3 env.)

FIG. 4. — Ensemble de la piste en surface. (× 2/15 env.)

FIG 5. — Ensemble des sous-traces de deuxième ordre. (× 1/7 env.)

Source : MNHN, Paris



TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

Traces *incertæ sedis*

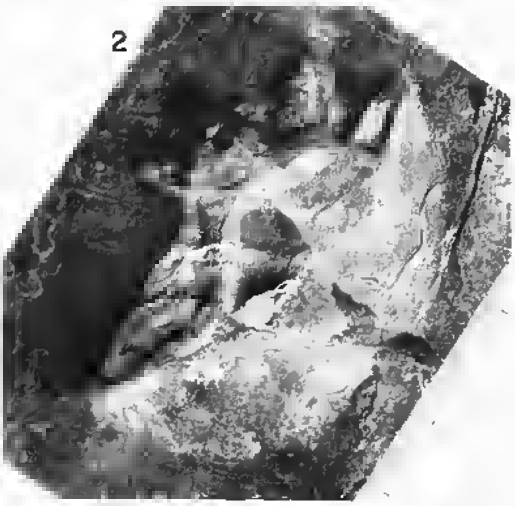
Fig. 1. — Trace *incertæ sedis*, non nommée, échantillon n° 2. Gisement G3 (× 7/20 env.).

Fig. 2. — Aff. *Opisthopus ellenbergeri*. Gisement G6. (coll. Arnal). (× 5/13).

Fig. 3. — Trace *incertæ sedis* non nommée, échantillon n° 3. Gisement G7 (coll. Kruseman). (× 1/3 env.)

Fig. 4 et 5. — *Distopus divergens*, plastotypes ; 4 : couple B (× 1/3 env.) ; 5 : couple A (× 1/2 env.) Gisement G3.

Source : MNHN, Paris



TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

Diverses traces d'activité animale

Fig. 1. — Traces de griffes groupées par 2 ou 3. Gisement G2 (× 1/4 env.)

Fig. 2. — Traces de nage et griffures diverses. Gisement G2. (× 1/4 env.)

Fig. 3. — Cf. *Pelecypodichnus amygdaloides* Seilacher (traces de petits Lamellibranches ou Crustacés ?). Gisement G4. (× 7/10 env.)

Fig. 4. — Traces de nage et de reptation, griffures. Gisement G2. (× 2/7 env.)

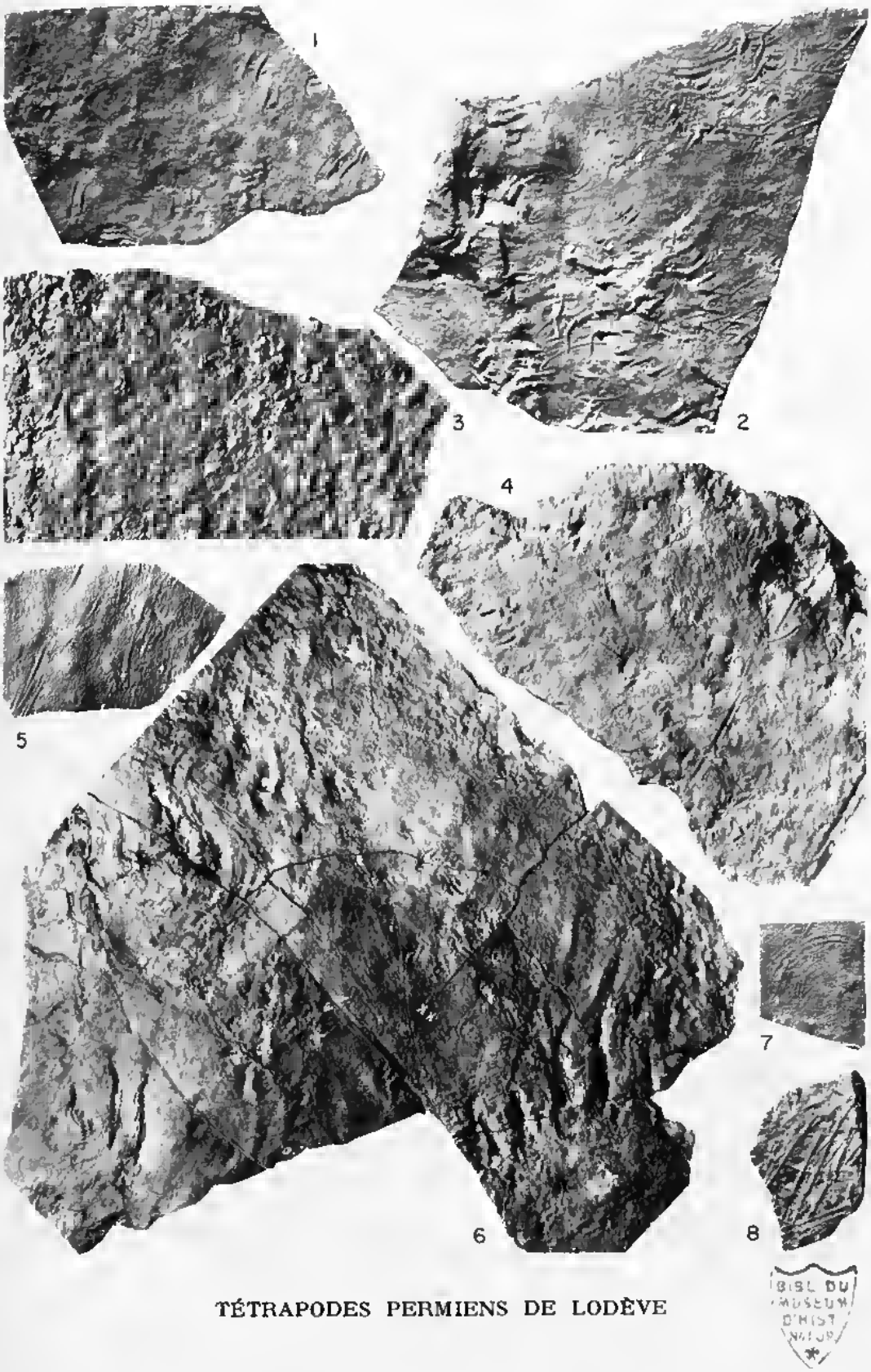
Fig. 5. — Traînées d'interprétation incertaine. Gisement G2. (× 2/7).

Fig. 6. — *Cyrtopus dissimilis*, type, plaque VIII. Gisement G2. (Remarquer en outre une trace de nage et de petites empreintes stégocéphaloïdes). (× 1/7).

Fig. 7. — Helminthoïde (trace de reptation de Ver ?). Gisement G2 (× 1/3).

Fig. 8. — Traînées d'attribution incertaine, fréquentes dans plusieurs gisements (G2, G4). (× 3/10).

Source : MNHN, Paris



TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

BIBL DU MUSEUM D'HIST NAT OP

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII

Diverses traces physiques

Fig. 1. — Traces de gouttes de pluie. A : fossiles, gisement G2 ; B ; actuelles, pluie d'orage, sur plâtre en cours de prise. (× 4/9 env.)

Fig. 2. — Traces d'orifices de montée de bulles de gaz. Gisement G2. (× 5/6).

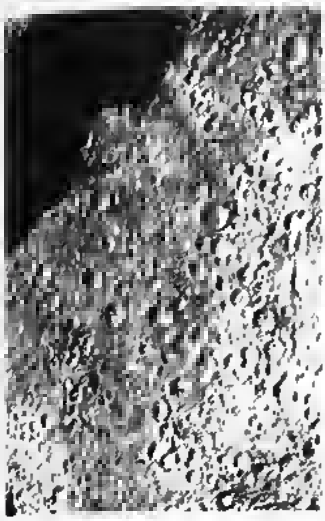
Fig. 3. — Ridules (très petits « ripple-marks » ?). Gisement G4 (× 2/5).

Fig. 4. — Craquelures de dessication ; A : fossiles, gisement G2 ; B : actuelles avec empreintes de pattes de moutons, même gisement.

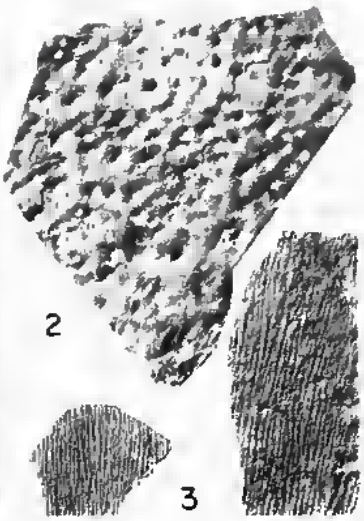
Fig, 5. — Surface fossile à «ripple-marks». Gisement G4.

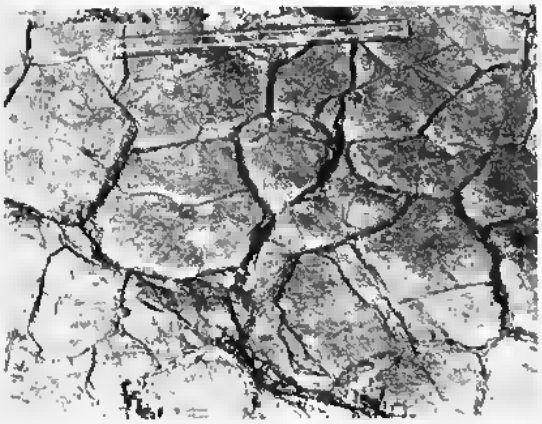
Fig. 6. — Surface fossile avec rides d'interférences. Gisement G3. (× 1/2 env.)

Source : MNHN, Paris

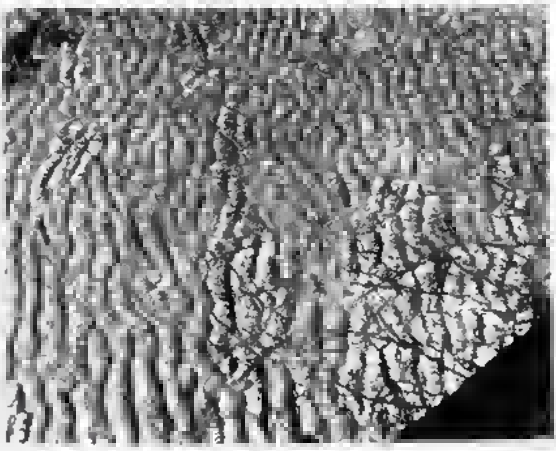


A B





A 4 B



5 6

TÉTRAPODES PERMIENS DE LODÈVE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris